



VLIZ (vzw)
VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE
FLANDERS MARINE INSTITUTE
Oostende - Belgium



DIENTEN VAN DE EERSTE MINISTER
PROGRAMMATIE VAN HET WETENSCHAPSBELEID
Wetenschapsstraat 8
1040 BRUSSEL
BELGIE

SERVICES DU PREMIER MINISTRE
PROGRAMMATION DE LA POLITIQUE SCIENTIFIQUE
Rue de la Science, 8
1040 BRUXELLES
BELGIQUE

NATIONAAL ONDERZOEKS- EN
ONTWIKKELINGSPROGRAMMA

LEEFMILIEU

WATER

PROGRAMME NATIONAL DE RECHERCHE
ET DE DEVELOPPEMENT

ENVIRONNEMENT

EAU

PROJEKT ZEE
Eindverslag

PROJET MER
Rapport final

Boekdeel 8

**TROFISCHE KETENS EN CYCLUS
DER NUTRIENTEN**

uitgevoerd door

Jacques C.J. NIHOUL en P. POLK

Volume 8

**CHAINES TROPHIQUES
ET CYCLES DES NUTRIENTS**

édité par

Jacques C.J. NIHOUL et P. POLK

1881

1882

1883

1884

Het bepalen der biomassa's van de verschillende biologische kompartimenten; het kennen van de evolutie van diezelfde biomassa's; het achterhalen van de ingaande en buitenkomende fluxen in de zich veranderende biomassa's, fluxen, die op zichzelf bepaald worden door biotische en a-biotische factoren, is het doel van dit volume.

Deze gegevens moeten ons toelaten de werking van het ecosysteem te begrijpen. De input van deze gegevens in een simulatie model moet het voorspellen der evolutie van de werking van het ecosysteem onder verschillende omstandigheden mogelijk maken. Slechts dit laat een verantwoord beheer van het milieu toe.

Trofische ketens en cyclus der nutrienten

uitgevoerd door

Jacques C.J. NIHOUL en P. POLK

Voorwoord

Het volume 8, *Dynamiek van het ecosysteem Noordzee*, is een deel van het Mathematisch Model der Noordzee, een interdisciplinair beheersmodel.

Zich voor een groot deel steunend op volume 7, trachten wij in bijgaand volume de werking, de funktionering van het systeem te achterhalen. Dit was mogelijk dank zei een gezamenlijke probleemstelling en een gerichte research van een groot aantal vorsers, gaande over de verschillende kompartimenten.

Op gevaar af van iemand te vergeten, lijkt het ons nodig de verschillende specialisten én hun werkterrein te vernoemen : het is immers bij hen dat alle details verkregen kunnen worden.

De namen van de medewerkers worden alfabetisch gegeven, alsmede de instituten waartoe ze behoren. Het geheel is tot stand gekomen en gegroeid uit gezamenlijke discussies.

Automatisatie en continu-bepalingen moeten ons toelaten de bekomen gegevens te bevestigen en te verfijnen. Een groot aantal geformuleerde hypothesen vereisen in de nabije toekomst fundamenteel onderzoek.

Dat we op de ingeslagen weg kunnen verder gaan, waar fundamentele research direkte gevolgen heeft die van openbaar nut zijn, en dit op een complementaire wijze, is ons aller wens.

Ph. POLK.

Auteurs

BILLEN, G.	Bentische bakteriën	1 - 8
BOSSICART, M.	Zooplankton	1
DARO, N.	Zooplankton	1
DE BOEVER, R.	Macro-benthos	2
DE CLERCQ, R.	Visserij	3
DE CONINCK, L.	Benthos	2
GOVAERE, J.	Macro-benthos	2
HECQ, J.	Zooplankton	4
HEIP, C.	Meiobenthos	2
HOVART, P.	Visserij	3
JANSSENS, D.	Nutriënten	5
JOIRIS, Cl.	Planktonische bakteriën	1
MOMMAERTS, J.P.	Fytoplankton	1
PICHOT, G.	Modellisatie	6
POLK, Ph.	Plankton	1
REDANT, F.	Epibenthos	1 - 3
THIELEMANS, L.	Macro-benthos	2
RUNFOLA	Modellisatie	6
VAN BEVEREN, Ch.	Organisch stoffen, Fytoplankton	7
VAN DAMME, D.	Meiobenthos	2
VAN DE VELDE, J.	Visserij	3

Instituten

1	Vrije Universiteit Brussel, Laboratorium voor Ekologie en Systematiek, Pleinlaan, 2 1050 BRUSSEL	2	Rijksuniversiteit Gent, Laboratorium voor Morfologie en Systematiek, Ledeganckstraat, 35 9000 GENT
3	Rijksstation voor Zeevisserij, Stadhuis, 8400 OOSTENDE	4	Université de Liège, Service de Biologie marine, Institut Van Beneden, Quai Van Beneden, 22 4020 LIEGE
5	Vrije Universiteit Brussel, Laboratorium voor Analytische Scheikunde, Pleinlaan, 2 1050 BRUSSEL	6	Université de Liège, Institut de Mathématique, Avenue des Tilleuls, 15 4000 LIEGE
7	Université libre de Bruxelles, Laboratoire d'Océanologie, Avenue Fr. Roosevelt, 50 1050 BRUXELLES	8	Université libre de Bruxelles, Laboratoire d'Environnement, Avenue Fr. Roosevelt, 50 1050 BRUXELLES

INHOUDSOPGAVE

<u>INLEIDING</u>	1
1.- Het ecosysteem : een funktionele eenheid	4
2.- Het ecosysteem als dynamische eenheid	5
3.- Een voorbeeld met praktische gevolgen : het probleem van de eutroficatie en verslech- ting in de trofische funktie van het systeem	7
 <u>ANALYSE VAN HET ECOSYSTEEM VAN DE NOORDZEE</u>	9
<u>Hoofdstuk I - Algemeen schema van het ecosysteem</u>	11
1.- Geografische en hydrologische beschrijving	11
2.- Algemeen beschrijving van de trofische structuur van het ecosysteem	14
 <u>Hoofdstuk II - Het kompartiment opgeloste stikstofhoudende nutriënten</u>	19
1.- Inleiding	19
2.- Variatie in de concentraties van de opgeloste stikstofhoudende voedingsstoffen vol- gens de seizoenen en de verspreiding	20
3.- Uitwendige aanvoer van stikstofhoudende nutriënten	26
4.- De stikstof als limiterend element voor de primaire produktie	29
 <u>Hoofdstuk III - Het kompartiment fytoplankton en de betrokken flux</u>	33
1.- Inleiding	33
2.- Volume en samenstelling van het kompartiment fytoplankton	34
3.- Berekening der fluxen bij het fytoplankton	56
 <u>Hoofdstuk IV - Het kompartiment zooplankton en de hierdoor veroorzaakte flux</u>	73
1.- De biomassa van het zooplankton	73
2.- De trofische niveau's in het zooplankton	82
3.- Aktiviteit van het zooplankton op de andere kompartimenten	96
 <u>Hoofdstuk V - Het kompartiment planktonische bacteriën en de hierdoor veroorzaakte fluxen</u>	103
1.- Inleiding	103
2.- De biomassa der bacteria : resultaten der tellingen	104
3.- Bakteriële activiteiten	107
4.- De produktie der bakteriële biomassa	113
5.- De organische stoffen	113
6.- Algemene discussie	115
 <u>Hoofdstuk VI - Meiobenthos in de zuidelijke Noordzee</u>	121
Inleiding	121
1.- Trofische relaties in het meiobenthos	122
2.- Densiteit en biomassa	126
3.- Produktie	146
4.- Respiratie	149
5.- Energieflux	155

<u>Hoofdstuk VII - Studie van het macrobenthos in de zuidelijke Noordzee</u>	167
1.- Abundantie en biomassa	167
2.- Jaarlijkse fluctuatie in aantal en biomassa	171
3.- Produktie	176
4.- Het macrobenthos in de trofische keten	179
5.- Conclusies	192
<u>Hoofdstuk VIII - Het epibenthos en de door haar veroorzaakte fluxen</u>	199
1.- Inleiding	199
2.- Inventaris van de trofische relaties van het epibenthos	199
3.- Biomassa en fluxen van het epibenthos	209
4.- Pelagische en demersale vissen - niet-commerciële species	220
5.- Inventaris van de trofische relaties van de dominante niet-commerciële species	237
<u>Hoofdstuk IX - Mikrobiologische activiteiten in de sedimenten</u>	
1.- Methodologie	245
2.- Direkte meting van de mikrobiologische activiteit	250
3.- Schatting van de hercyclering van het organisch materiaal in de sedimenten van de zuidelijke bocht der Noordzee	258
<u>Hoofdstuk X - Kompartiment pelagische vissen</u>	269
1.- Berekening uitgaande van het voedselregime	269
2.- Berekening uitgaande van de produktie der vissen	270
3.- Berekening uitgaande van de ecologische efficiency	270
<u>Hoofdstuk XI - Jaarlijkse bilan over de funktie van het ecosysteem der Noordzee</u>	273
1.- Koolstofecometabolisme	273
2.- Stikstof ecometabolisme	283
3.- Balans tussen produktie en verbruik - Eutrofikatie van de Noordzee	288
<u>MODELE MATHEMATIQUE DE LA CIRCULATION D'AZOTE A TRAVERS L'ECOSYSTEME PELAGIQUE DE LA BAIE SUD DE LA MER DU NORD</u>	297
Introduction	299
1.- Régulation des interactions	300
2.- Modélisation du cycle de l'azote dans la baie sud de la mer du Nord	312
Conclusions	337

INLEIDING

Het fundamenteel objektief van ieder ekologisch onderzoek bestaat erin alle verschijnselen te begrijpen van de levende wezens en hun fysisch milieu in de natuurlijke omgeving.

Dit begrip is onontbeerlijk als basis voor het beheer van het marien milieu door de Mens. Inderdaad zijn een enorm aantal problemen waarmee een dergelijk beheer rekening moet houden sterk verbonden met biologische wetmatigheden.

Het beheer der visserij is een voor zichzelf sprekend voorbeeld : het in stand houden van een voldoende stock bevisbare vis hangt niet enkel af van de uitgevoerde vangsten op elke jaarklasse, maar ook van de voedselhoeveelheden die in het beschouwde gebied heersen, ^{verlonden zijn} van de ontwikkelingsmogelijkheden der eieren en der larven, de eventuele pre-datie die erop gebeurt, enz., enz.

De verschillende problemen van openbaar nut zijn andere voorbeelden : de bakteriologische pollutie in zee hangt vanzelfsprekend af van de in zee uitmondende riolen en de hieropvolgende passieve dispersie, maar ook van de interacties die optreden tussen de terrigene kiemen en de mariene levensgemeenschappen.

Op dezelfde manier hangt de chemische pollutie van het water en van de levende materie volledig af van de door de giftige stoffen gevolgde weg langsheen de verschillende biologische kompartimenten in het marien milieu.

Het ageren in al deze domeinen, dit wil zeggen het overschakelen van het "passief ondergaan" (blindelingse visvangsten, *a posteriori* maatregelen treffen in verband met de gezondheid ...) naar een rationeel actief beheer, veronderstelt dat men de wetten kent die al

deze verschijnselen beheersen. Deze kennis kan geformaliseerd worden in een Mathematisch Model, dat het werktuig is voor een fundamenteel beheer.

Het doel van bijgaand volume is het herkennen van de biologische fenomenen die de funktie van het ecosysteem beheersen, het analyseren van de heersende wetmatigheid en het formaliseren ervan in een wiskundig simulatiemodel. Bij het uitwerken van deze taak hebben wij ons laten leiden door twee hoofdideeën : we zullen ze hier verklaren, ze vormen de methodologische basis van de onderzoeken die in bijgaand volume volgen :

- 1.- het ecosysteem is een funktioneel geheel,
- 2.- het ecosysteem is een dynamische entiteit.

1.- Het ecosysteem : een funktionele eenheid

Alle biologische fenomenen hangen met elkaar samen : deze enorme interakties tussen de verschillende eenheden van een ecosysteem zijn zodanig kompleks dat enkel een globale studie een realistische beschrijving kan geven.

Dit werpt de traditionele hierarchie in zekere wijze omver tussen autoecologie (ecologische studie van één enkele soort) en synecologie (synthetische studie van een globaal ecosysteem) : indien, op historisch vlak, de autoecologie voorafging aan de synecologie, kan men op dit ogenblik zich geen ernstige autoecologische studie voorstellen waarvan het bestudeerde organisme niet geplaatst is in de totaal-strukturen en funktionering van het ganse systeem, d.w.z. indien het niet voorafgegaan is door een synecologische benadering.

Een beschrijving of modelisatie van biologische fenomenen moet dus gebeuren op het niveau van het ganse ecosysteem. Een zekere graad van vereenvoudiging blijft vanzelfsprekend nodig : het model mag het ecosysteem vereenvoudigen, maar niet verminken.

Deze noodzakelijke schematisatie bestaat erin, uitgedrukt in termen van de theorie der systemen, in een reductie van de afmetingen

van het systeem Nihoul (1975) . Voor een ecosysteem wil dat zeggen dat men variabelen samenbrengt, maar niet dat men er verwijdt.

In de ruimte bestaat de reductie in het bepalen van een geografisch gebied dat men "doos" noemt, en waarin men de gemiddelde eigenschappen beschrijft. De biologische waarnemingen, o.a. de ruimtelijke verspreiding der soorten, kan helpen om een aantal "dozen" te bepalen aan de hand van een zekere ecologische homogeniteit.

Voor wat de toestandsveranderlijken (*variables d'état*) betreft, bestaat het noodzakelijk herleiden in de bepaling der kompartimenten; waarbij scheikundige of biologische eenheden gegroepeerd worden.

Deze kompartimenten moeten bij voorkeur bepaald worden op een functionele basis, dit wil zeggen dat men deze eenheden groepeerd die in een ecosysteem een gelijkaardige functie bezitten.

Soms gebeurt het echter, en dit is dan te wijten aan de technische mogelijkheden om experimentele gegevens te verzamelen, dat men gedwongen is kompartimenten te bepalen op een willekeurige manier (vb. grootte-klasse enz.)

2.- Het ecosysteem als dynamische eenheid

De kwantitatieve veranderingen in inhoud (biomassa of concentratie) van de kompartimenten van het ecosysteem wordt geregeld door de flux van de in- of uitgaande materie in of uit deze kompartimenten.

Deze fluxen (of translocaties) zijn het gevolg van biologische activiteiten en verbinden onderling de verschillende kompartimenten. Ze liggen aan de basis van de werking van het ecosysteem.

Het is dus nodig om deze fluxen direkt te bepalen en de wetten te achterhalen die hun waarde beïnvloeden. Een *statistische* meting noemen we de bepaling op een bepaald ogenblik van een volume van een kompartiment (biomassa of concentratie) en de meting van een dynamisch gegeven de experimentele bepaling van een flux van materie tussen twee kompartimenten.

Fundamenteel gezien is een meting over een dynamisch proces nooit ^{van} direkt : fysisch zijn enkel lengten of massa's meetbaar, d.w.z. statische verschijnselen. Een snelheid, een debiet is slechts meetbaar door twee statische metingen te combineren met een tijdsmeting.

Dit toont reeds de inherente methodologische moeilijkheid aan om experimenteel een flux te bepalen.

Hierbij komende methodologische moeilijkheden stellen zich om fluxen te meten zoals ze zijn in het milieu, d.w.z. dat de meting het te meten fenomeen niet mag beïnvloeden.

Op dit niveau situeren zich essentieel onze methodologische moeilijkheden. De ontwikkeling van passende technieken om experimenteel fluxen te bepalen die gebonden zijn aan de biologische activiteiten bepaalt de limieten van onze kennis over de werking der ecosystemen.

Dit geldt zeker voor de mariene ecosystemen en in het bijzonder voor het partim plankton van dit ecosysteem, waar de *turn-over* tijden der kompartimenten (de verhouding van het volume van een kompartiment op de totale flux van produktie of verbruik van het kompartiment) soms bijzonder kort zijn.

De waarnemingen van de tijdelijke veranderingen in het volume van de kompartimenten laat ons niet toe schattingen te maken over de fluxen die er doorstromen, aangezien de snelheid ^{eden} van de waarneembare variaties der stocks vaak veel kleiner zijn dan de fluxen zelf, deze variaties kunnen enkel veroorzaakt worden door kleine onevenwichten tussen de binnenkomende en uitgaande fluxen.

Een belangrijke plaats in bijgaand volume wordt dus gewijd aan de gebruikte methoden om de fluxen, behorende bij de verschillende kompartimenten te meten. Het is ook aan de hand van de experimentele bepalingen van deze fluxen dat getracht wordt een modelisatie uit te voeren van de funktie van het ecosysteem.

3.- Een voorbeeld met praktische gevolgen : het probleem van de eutroficatie en verslechting in de trofische functie van het systeem

Om het belang van de twee hoofd-ideeën die hierboven ontwikkeld zijn konkreet te belichten en hun toepassing aan te tonen bij de benadering van een beheersprobleem voor een marien milieu, bespreken we de eutroficatie en het mogelijk voorkomen. Een ander voorbeeld dat het gevolg is van dit soort van benadering komt voor in volume 9, waar gesproken wordt over de besmetting door zware metalen van de levende stoffen in zee.

In zijn gebruikelijke betekenis duidt de term "eutroficatie" op de veranderingen die zich voordoen in een aquatische biotoop dat onderhevig is aan aanvoer van buitenaf van biogene elementen.

Deze veranderingen kunnen kwantitatief en kwalitatief zeer verschillend zijn, niet enkel voor wat de aanvoer betreft maar ook wat de funktionele gevolgen voor het systeem aangaan.

Een "statistische" benadering om de graad van eutroficatie te beschrijven bestaat in het gebruik maken van "indices" (concentraties van nutriënten, chlorofylgehalte, het niveau van de primaire produktie, enz.).

Deze indices geven ons echter geen enkele nuttige informatie over de staat van eutroficatie, behalve de mogelijke vergelijking met analoge ecosystemen. De meren van de gematigde noordelijke streken zijn op deze wijze op een intensieve manier bestudeerd geworden en hier heeft men empirisch bruikbare indices kunnen ontwikkelen voor deze ecosystemen. Ditzelfde gaat echter niet op voor mariene milieu's : vergelijking tussen verschillende mariene biotopen gaat bijna nooit op.

Hier is het nodig, om de graad van eutroficatie te bepalen en de invloed van bijkomende biogene elementen te voorzien, om een volledige studie, specifiek voor elk milieu, uit te voeren. Dit moet dan een dynamische studie zijn, zodanig dat de invloed van de toevoer der biogene elementen op de fluxen, basis van de werking der ecosystemen, kunnen bepaald worden. Deze studie moet tevens het gans trofische web van het ecosysteem omvatten.

Inderdaad heeft men al te vaak de studie der eutroficatie beperkt tot het eerste trofische niveau. Zoals reeds onderlijnd werd door Ketchum (1969), zijn de gevolgen van de hoeveelheden nutriënten tegenwoordig vrij goed gekend, maar de gevolgen van een verhoging van de primaire produktie op de secundaire en tertiaire produktie of op het geheel der trofische structuren zijn noch goed gekend, noch behoorlijk beschreven.

En nochtans liggen de problemen van de eutroficatie niet in het feit dat er een verhoging is van de primaire produktie zelf, maar veel meer bij de gevolgen die deze verhoging heeft op de andere trofische niveau's : het schijnt dat de algemene kenmerken van een geëutrofieerd milieu liggen bij het onevenwicht tussen produktie en verbruik [Odum (1961)] en een verkorting van de trofische keten [Hooper (1969)]. Het is op deze wijze dat het probleem van de eutroficatie moet benaderd worden en door ons benaderd is.

Referenties

- / HOOPER (1969). *Eutrophication indices and their relation to other indices of ecosystem changes*, in *Eutrophication : causes, consequences, corrections*, Nat. Acad. Sci. Publ. 1700, Washington.
- x NIHOUL, J.C.J., (1975). *Modelling of Marine Systems*, Elsevier Publ., Amsterdam.
- / ODUM, E.P., (1961). *Factors which regulate primary productivity and heterotrophic utilization in the ecosystem*, in *Algae and Metropolitan waters*, U.S. Deptm. Health Education and Welfare, Cincinnati.

ANALYSE VAN HET ECOSYSTEEM VAN DE NOORDZEE

THE NEW YORK PUBLIC LIBRARY

Hoofdstuk I

Algemeen schema van het ecosysteem

1.- Geografische en hydrologische beschrijving

De studie van de hydrodynamiek van de Zuidelijke bocht der Noordzee (in het bijzonder der residuele stromingen) zijn elders grondig besproken geworden (vol. 3). We vermelden hier slechts deze aspecten die een direkte invloed uitoefenen op de biologische funktionering van het ecosysteem.

De gemiddelde residuele stroming in het gebied dat bestreken wordt door het Mathematisch Model wordt weergegeven in fig. 1.

Een volume van ongeveer 7.500 km^3 water komt uit het kanaal langs de "Pas-de-Calais" binnen [Armstrong *et al.* (1970)] met een zoutgehalte tussen 34,7 en 35,3 %.

Deze watermassa verblijft in zijn geheel ongeveer 2 maanden in de zuidelijke bocht van de Noordzee.

De van het vasteland komende waterhoeveelheden verdunnen enigszins de Atlantische watermassa :

Belgische kust : $0,7 \text{ km}^3/\text{jaar}$ [Portman (1969)]

Schelde : $3,3 \text{ km}^3/\text{jaar}$ [Wollast (1972)]

Rijn en Maas : $7,1 \text{ km}^3/\text{jaar}$ [Van Bennekom (1975)]

Aangezien de belangrijke residuele stromingen parallel met de kust verlopen, heeft deze toevoer van zoet water slechts een invloed vlak langs de kustlijn, zoals aangetoond wordt door de gradiënt van

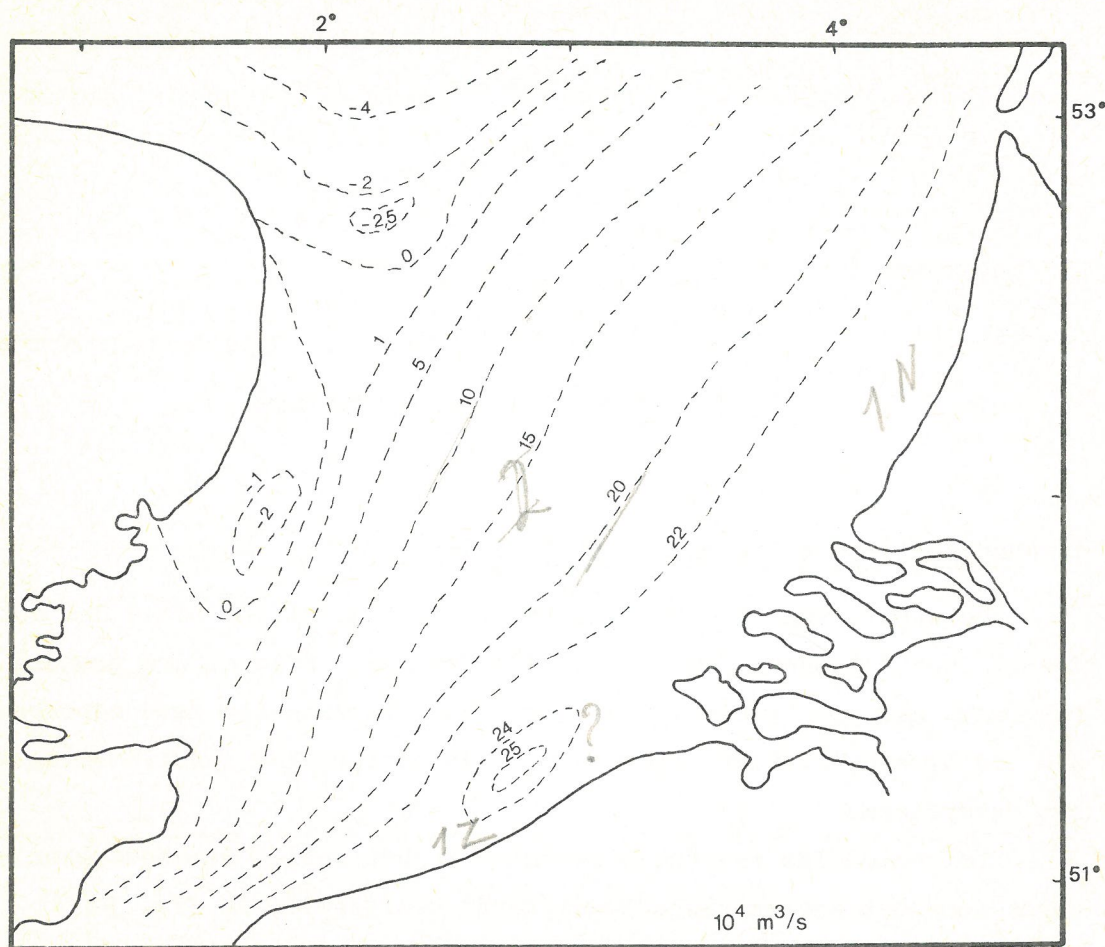


fig. 1.

het zoutgehalte (fig. 2a,b). Dit laat ons toe drie zones te onderscheiden in het gebied dat behandeld wordt door het Wiskundig Model :

i) de zone 2, bestaande uit de open zee en ongeveer afgebakend door de stroomsnelheden van 100 en $200 \times 10^3 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Deze watermassa wordt praktisch niet beïnvloed door het water dat binnenkomt langs de kust, zodat het zoutgehalte steeds hoger blijft dan 34% . Dit water bevat minder dan 3% zoetwater. In deze zone verblijft het water ongeveer 36 dagen.

ii) de zone langs de Nederlandse kust (1 N). Deze wordt voornamelijk beïnvloed door Rijn en Maas. Het zoutgehalte varieert tussen 30 en 34% , wat een zoetwatergehalte weergeeft tussen 14 en 3% . In deze

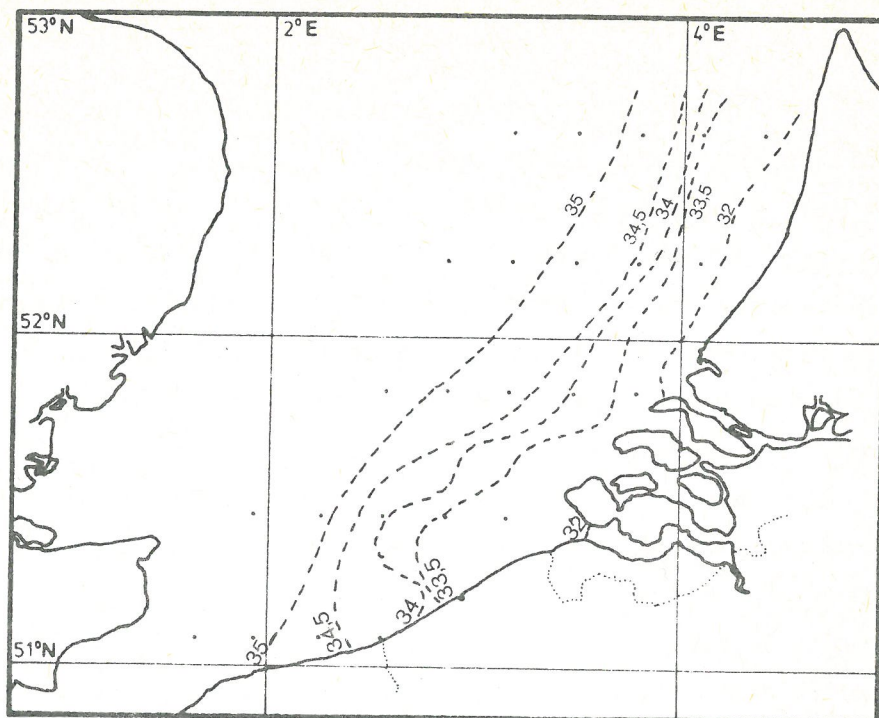


fig. 2a.
Salinitet (‰)
september/oktober 1973

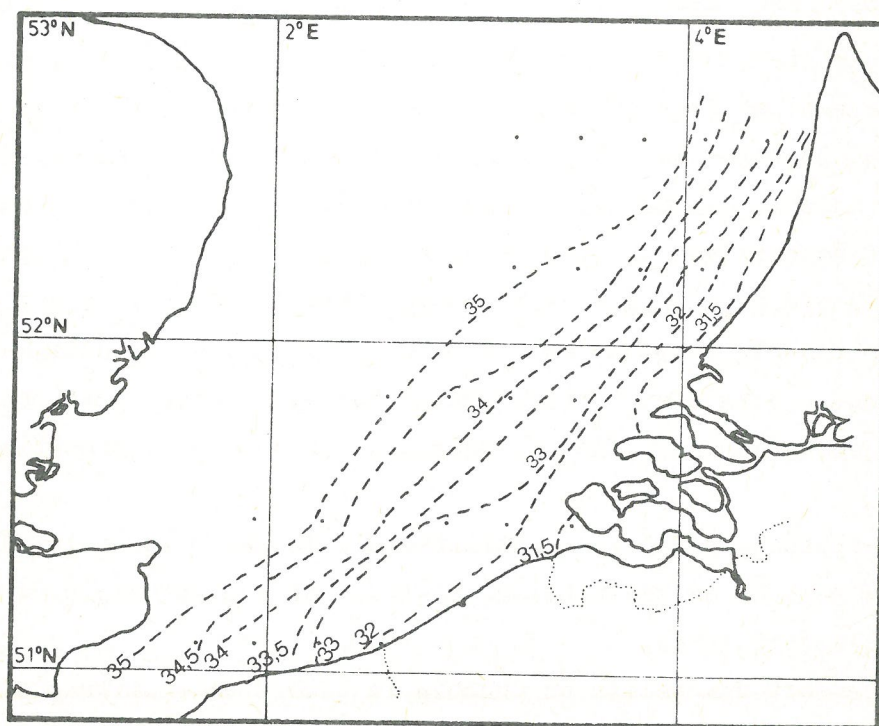


fig. 2b.
Salinitet (‰)
april/mei 1974

zone verblijft het water ± 27 dagen.

iii) het gebied voor de Belgische kust (1 S). Dit gebied wordt sterk beïnvloed door het Scheldewater, ondanks het zwak debiet van deze stroom. Dit wordt o.a. veroorzaakt door de aanwezigheid van een gyre. Terwijl de watermassa's, afkomstig van het Pas de Calais in de zone 1 S slechts 24 dagen verblijven, kan het water, afkomstig van de Schelde, veel langer voor de Belgische kust verblijven : hierdoor worden de relatieve lage waarden van het zoutgehalte voor onze kust verklaard (zelfde grootte-orde als voor de Nederlandse kust, terwijl het water-debiet afkomstig uit het binnenland 20 maal kleiner is).

Terwijl de zone 2 een grote homogeniteit bezit (transversale gradiënten zijn te verwaarlozen), is dit niet het geval voor de kustgebieden 1 N en 1 S, waar sterke gradiënten, loodrecht op de kust, voorkomen.

2.- Algemene beschrijving van de trophische structuur van het ecosysteem

Zoals hiervoor reeds vermeld, karakteriseren wij de trophische structuur van een ecosysteem aan de hand van het geheel der kompartimenten (biologische en scheikundige) die het samenstellen en door de flux der materie die door deze kompartimenten cirkuleert. In deze paragraaf beschrijven wij zeer kort het geheel van de trophische structuren, die gemeen zijn aan de hierboven vermelde drie verschillende zones, op een algemene manier, teneinde de leiddraad duidelijk te maken der volgende paragrafen : hier wordt getracht ieder kompartiment kwantitatief te beschrijven alsmede de fluxen die door de kompartiment lopen.

De synthese van deze kwantitatieve informatie wordt in de laatste paragraaf gegeven en de funktionering van het ecosysteem in de verschillende zones vergeleken.

Omdat het onmogelijk en onnodig is iedere taxonomische of scheikundige soort als een afzonderlijk kompartiment te beschouwen, zijn groeperingen gebeurd om de funktionele kompartimenten te bepalen aan de hand van de er doorstromende fluxen.

Geschematiseerd tot het uiterste, kan de trophische structuur van het ecosysteem van de Noordzee voorgesteld worden door fig. 3. Het is dit schema dat voornamelijk gevolgd zal worden, met een groot aantal onderverdelingen, in het hiernavolgende rapport.

De primaire produktie - de novo synthese van organische stof - ligt aan de basis van de trophische structuur. Zij gaat noodzakelijkerwijze gepaard met de opname door het fytoplankton van biogene elementen uit het milieu. Bepaalde van deze elementen - N , P , Si - kunnen in het milieu in zulke kleine concentraties voorkomen dat ze limiterend werken voor de primaire produktie. In dit geval wordt de intensiteit der primaire produktie bepaald hetzij door de recyclage in het systeem, hetzij door de aanvoer van buiten het systeem der nutriënten.

De recyclage kan plaatsgrijpen ofwel in de planktonische fase - hier onderhevig aan de hydrodynamica - ofwel in de benthische fase. Zoals later zal blijken, is er een groot verschil tussen deze twee typen van hercycleren wat betreft de verschillen in intensiteit, gebonden aan de seizoenen.

Zowel in de planktonische als in de benthische fase moet een verschil gemaakt worden bij het hercycleren door biophagen en saprophagen [Wregert en Owen (1971)]. Biophagen leven van levend voedsel en hun voeding heeft een direkt negatief effect op de produktie van hun eigen voeding : dit kan fluktuaties tot gevolg hebben (bepaalde zooplanktonen en benthische organismen o.a.). Saprophagen leven van dood organisch materiaal. Ze hangen af van de mortaliteit der andere organismen of van de excreties. Ze hebben geen direkte gevolgen op de primaire produktie (heterotrofe bakteriën, detritivore benthische organismen, enz.).

Het is wegens economische redenen vanzelfsprekend : de schatting van de potentiële voeding voor de commerciële visstocks is een belangrijk aspect van iedere marien-ecologische studie. En voor de pelagische vissen (hoofdzakelijk afhankelijk van het zooplankton) én voor de demersale vissen (voornamelijk levend van zoobenthos) hangt de beschikbare hoeveelheid voedsel voor een belangrijk deel af van de hercyclering

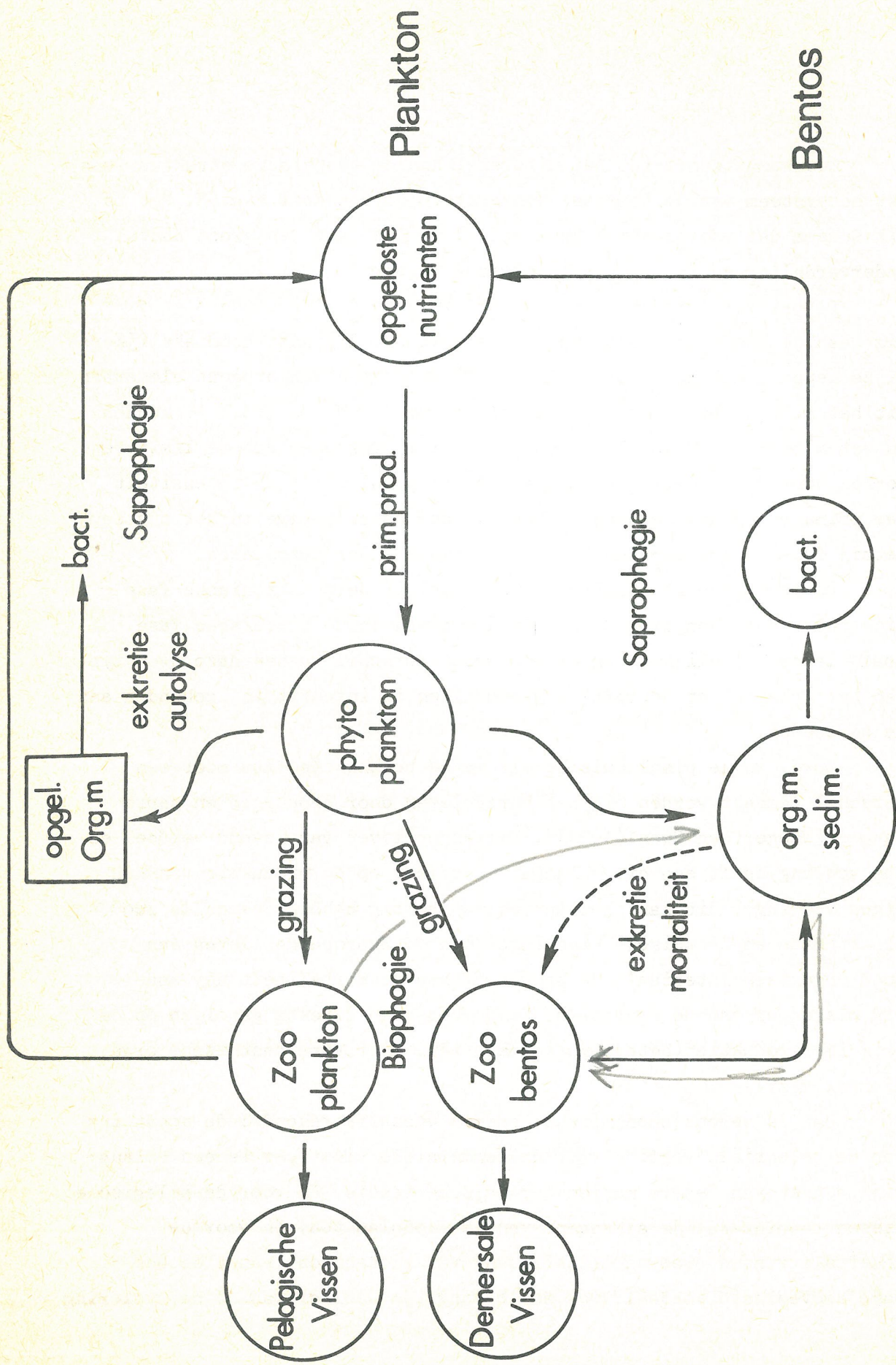


fig. 3.

die gebeurt dank zij enerzijds de makroskopische (vaak biophagen) organismen en de saprophage micro-organismen anderzijds.

Hoofdstuk II

Het kompartiment opgeloste stikstofhoudende nutriënten

1.- Inleiding

De naam nutriënten wordt aan deze opgeloste minerale stoffen gegeven die biogene elementen voor het fytoplankton vormen. Meer in het bijzonder aan deze elementen die in zulke kleine concentraties aanwezig zijn dat hun beschikbaar zijn een controle uitoefent op de intensiteit van de primaire produktie. De voornaamste elementen die in aanmerking komen om een belangrijke rol te spelen bij de controle der primaire produktie in de Noordzee zijn de stikstof en, phosphor en het silicium, die de groei van de diatomeeën e.a. fytoplankton controleren.

De hiernavolgende bespreking zal voornamelijk gewijd zijn aan de verschillende vormen van stikstof, omdat dit element in een aantal studies gekozen is geworden als een element-type waarvan de opgelegde weg in de verschillende trofische ketens een voorbeeld is van de algemene transportprocessen der andere biogene elementen en ook omdat het zeer dikwijls het limiterend element is voor de primaire produkties in het marien milieu [Ryther en Dunshan (1971)].

De speciale problematiek van de Silicium-concentraties worden samen met de aanvoer van dit element door de estuaria van de Schelde, besproken in het volume 10 door Wollast en Beckers.

2.- Variatie in de concentraties van de opgeloste stikstofhoudende voedingsstoffen volgens de seizoenen en de verspreiding

De figuren 1a,b en 2a,b tonen de geografische verspreiding van de nitraat- en ammonium concentraties voor een zomer (juni 1974) en een winterperiode (september-oktober 1973).

Het is duidelijk dat de isoconcentraties evenwijdig met de stroomlijnen verlopen, met de hoogste concentraties langs de kust.

De figuren 3 én 4 tonen de seizoenevolutie aan van de concentraties van de opgeloste minerale stikstof en 2 representatieve stations : één voor de Belgische kustzone en één voor de open zee. Men ziet bij beide stations dezelfde algemene evolutie : een stijging van het ammonium van september-oktober tot december-januari, gevolgd door een plotse daling in het begin van de lente; stijging van de nitraten met een tijdsverschil van ongeveer twee maanden t.o.v. de ammonium en de daling in de lente, eveneens later.

In de herfst van 1974 wordt een uitzonderlijke hoge concentratie aan NH_4^+ teruggevonden in het geheel van het onderzochte net : NH_4^+ concentraties die ongeveer 3 maal hoger liggen dan normaal in deze periode worden bereikt. De oorzaak van dit abnormaal verschijnsel is niet met zekerheid gekend, maar ze is mogelijk verbonden met de grote neerslag die op dit ogenblik werd waargenomen. Een grote hoeveelheid NH_4 zou dan in de Noordzee gespoeld zijn, of organisch materiaal in suspensie, dat, afgebroken door de bacteriën deze ongewone piek heeft veroorzaakt.

Met uitzondering van deze abnormale piek, ziet men dat het wintermaximum in de zone 2 $\pm 150 \mu\text{g N/l}$ voor het ammonium en 120 tot $180 \mu\text{g N/l}$ voor de nitraten bedraagt.

Deze waarden liggen zeer dicht bij deze die gegeven worden voor het Atlantisch water dat langs het kanaal de Noordzee binnendringt [Armstrong *et al.* (1970)] wat er op wijst dat, ten minste voor wat betreft de stikstofhoudende nutriënten, de zone 2 tot nu toe weinig beïnvloed wordt door de inbreng van de kust.

Dit wordt weergegeven in fig. 5.

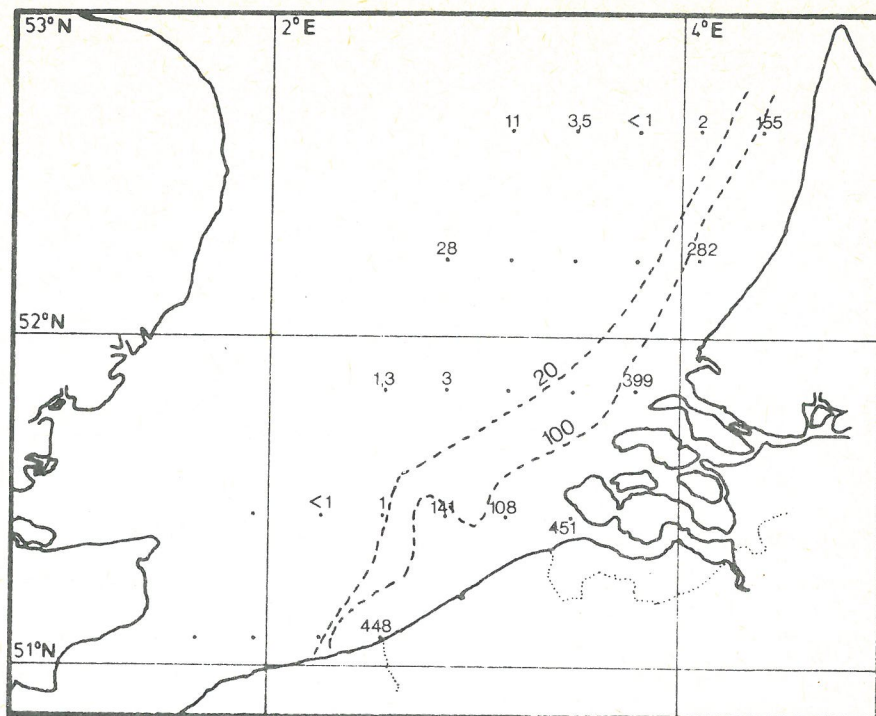


fig. 1a.

NO_3^- ($\mu\text{g N/l}$)
1 - 11 mei 1974

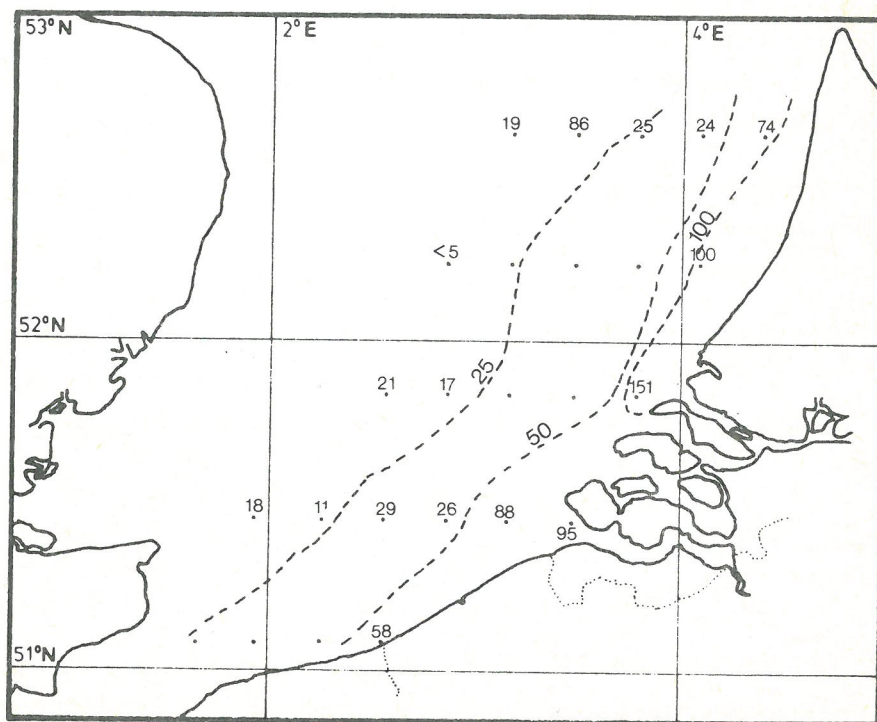


fig. 1b.

NH_4^+ ($\mu\text{g N/l}$)
1 - 11 mei 1974

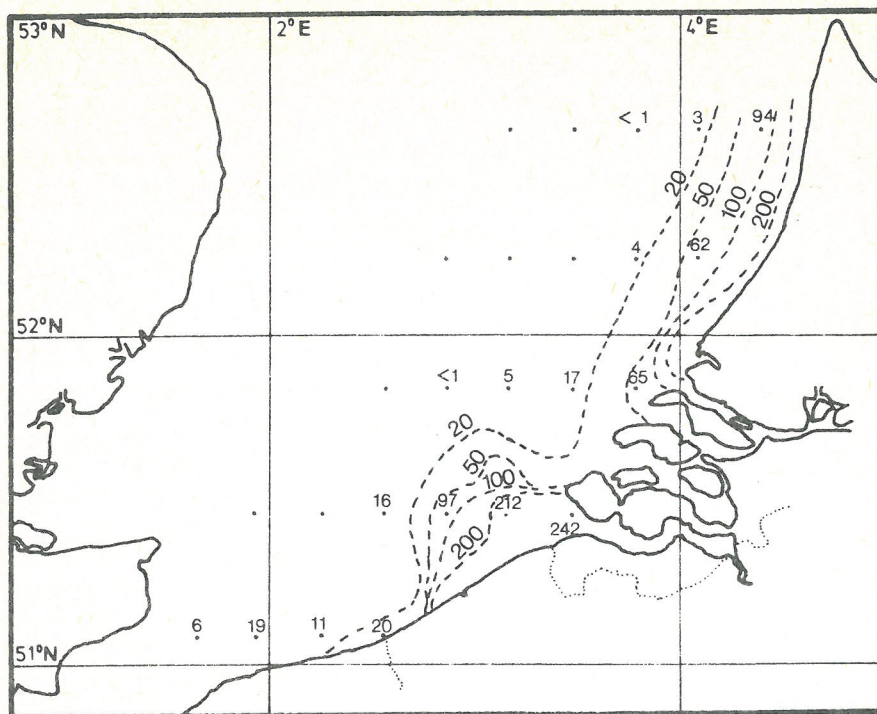


fig. 2a.
 NO_3^- ($\mu\text{g N/l}$)
 september-oktober 1973

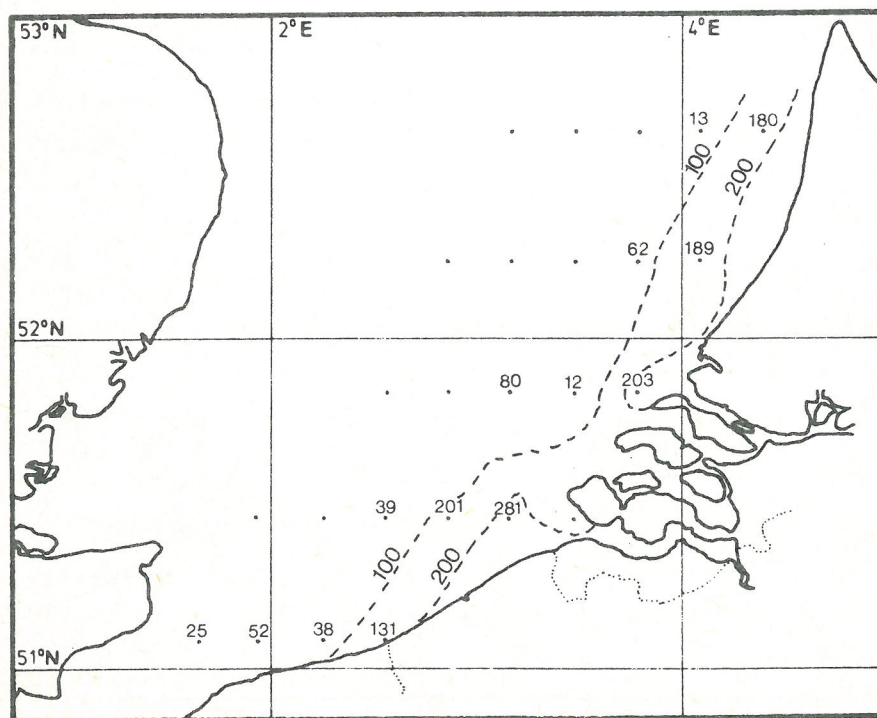


fig. 2b.
 NH_4^+ ($\mu\text{g N/l}$)
 september-oktober 1973

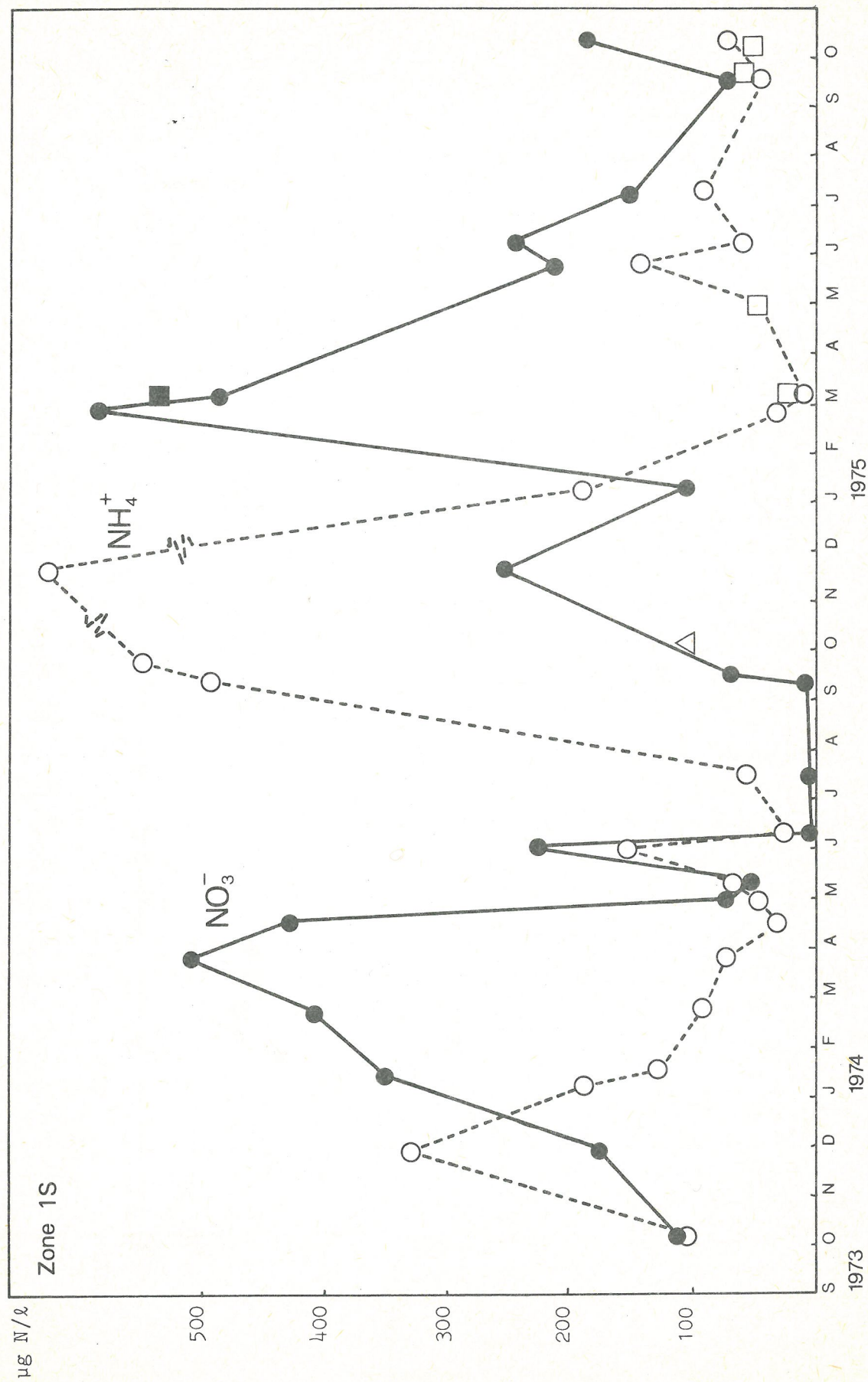


fig. 3.

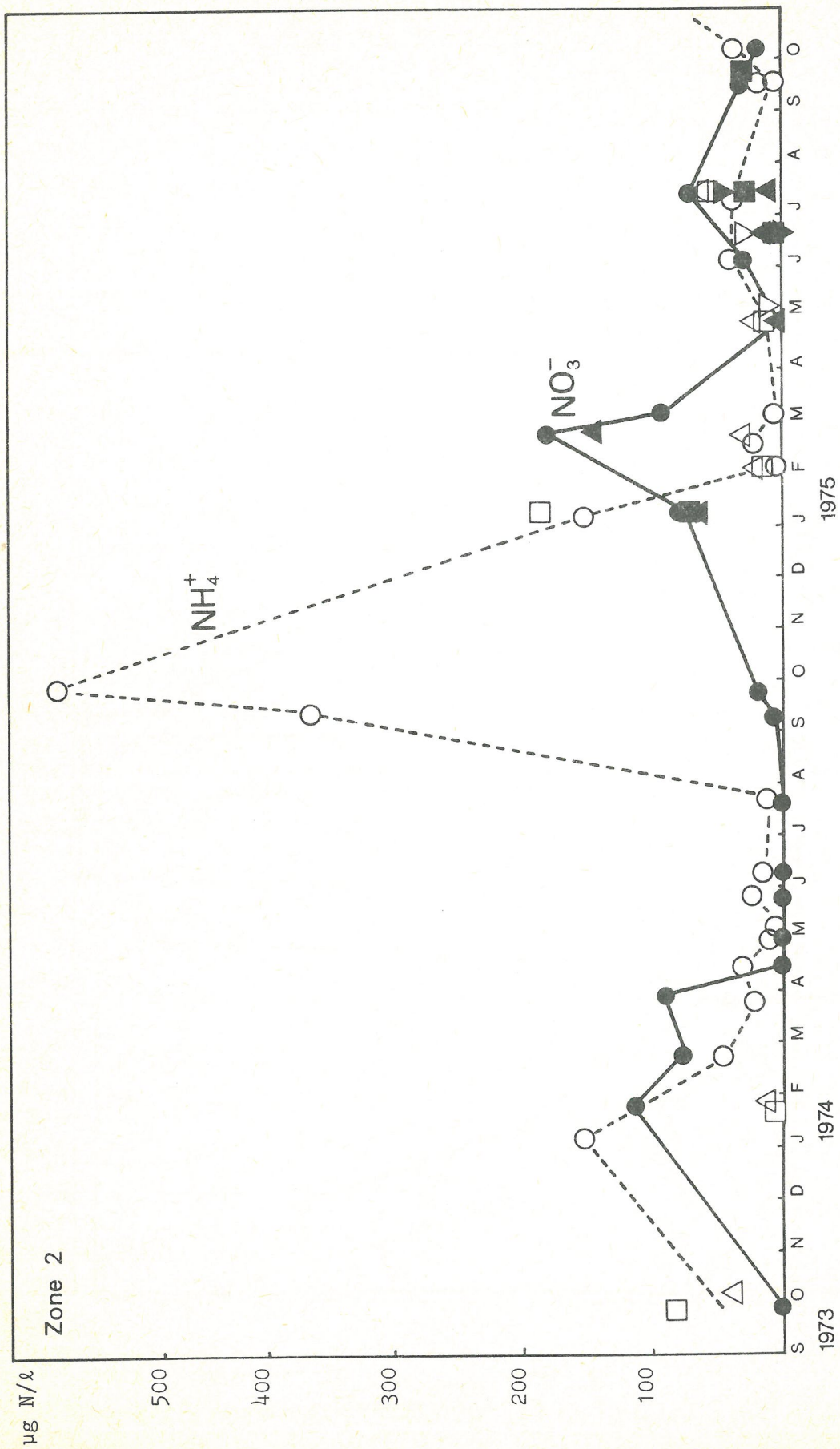


fig. 4.

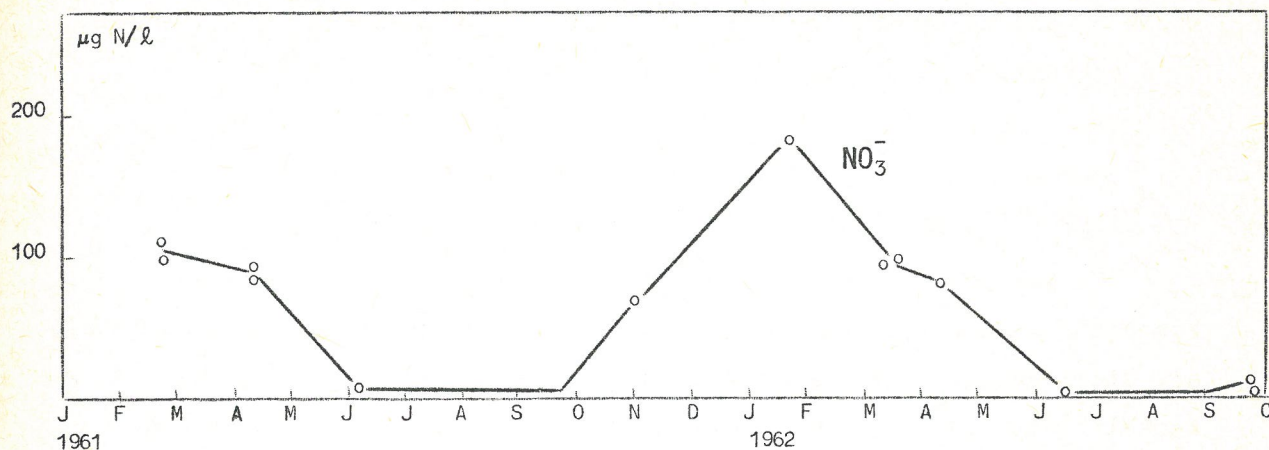


fig. 5.

Western English Channel [Armstrong et al. (1970)]

In de zone 1 S vinden we maxima die veel hoger reiken :
 350 $\mu\text{g N/l}$ voor ammonium en 500 tot 600 $\mu\text{g N/l}$ voor denitraten. De
 periode van mineraal N tekort is in de zone 1 S ook merkkelijk korter
 dan in zone 2.

De daling van de concentraties der opgeloste stikstofhoudende
 nutriënten die in de onderzochte zones in de lente worden waargenomen,
 kunnen quantitatief niet verklaard worden door het opbouwen van parti-
 culaire stikstofhoudende organische materie : de maximale concentraties
 in de partikulaire stof op het ogenblik van de voorjaarsbloom zijn
 inderdaad duidelijk lager dan het totaal mineraal stikstof dat in de
 winter teruggevonden wordt. Zie tabel 1 (zie ook hoofdstuk III, § 2).

Tabel 1

Zone	Datum	Totaal partculair N	Totaal opgelost mineraal stikstof
1S	mei	$\sim 140 \mu\text{g N/m}^3$	$\sim 100 \mu\text{g N/m}^3$
	januari	$\sim 25 \mu\text{g N/m}^3$	$\sim 500 \mu\text{g N/m}^3$
2	mei	$\sim 45 \mu\text{g N/m}^3$	$\sim 10 \mu\text{g N/m}^3$
	januari	$\sim 10 \mu\text{g N/m}^3$	$\sim 200 \mu\text{g N/m}^3$

Dit staat mogelijk in verband met het bestaan van een belangrijke stock opgeloste organische stikstof. Over de seizoenvariaties hiervan zijn echter praktisch geen gegevens aanwezig.

3.- Uitwendige aanvoer van stikstofhoudende nutriënten

We hebben hierboven gezien dat de watermassa's van zone 2 beschouwd kunnen worden, voor wat betreft de concentraties aan stikstof, als sterk gelijkend aan de Atlantische watermassa's die langs het kanaal binnenkomen en dat ze weinig beïnvloed worden door terrigene invloeden.

De aanbreng door diffusie, loodrecht op de stroomkijnen, alsook de uit- of invoer door advektie, kan in een eerste benadering verwaarloosd worden voor de N-balans in deze zone, die in evenwicht blijkt te zijn.

In de kustzone integendeel beïnvloeden de terrigene aanbreng en de advektieve uitwisselingen zeer sterk, naast de biologische activiteiten, de concentraties van de stikstofhoudende nutriënten en de seizoenevolucie.

3.1.- Terrigene aanvoer

Zeer preciese gegevens over de aanvoer van nutriënten langs de Schelde zijn verzameld in het kader van dit onderzoeksproject. Al deze gegevens zijn in detail besproken in volume 10.

Wollast (1976) schat de gemiddelde toegevoerde, jaarlijkse hoeveelheid stikstof, die door advektie en dispersie van de Scheldemonding komen op de volgende manier :

NO_3	5800 ton N/jaar ,
NO_2	200 ton N/jaar ,
NH_4^+	2500 ton N/jaar ;

Totale hoeveelheid opgelost mineraal N : 8 500 ton N/jaar
+ particulier organisch N : 2 900 ton N/jaar .

Deze aanvoer is niet konstant gedurende het jaar, aangezien ze beïnvloed wordt door biologische activiteiten in de Schelde.

Zeer preciese gegevens over de aanvoer door de Rijn en de Maas zijn niet beschikbaar, maar de gegevens die gepubliceerd zijn door Van Bennekom *et al.* (1975) laten ons toe de jaarlijkse toevoer van N door deze twee rivieren als volgt te schatten (in 10^3 ton N/jaar) :

	Rijn	Maas
NO ₃	150	29
NH ₄	120	16
Opgelost mineraal N	270	45
+ organisch N	90	10

De aanvoer van totaal N door de afvoer van de Nederlandse kust wordt door Protman (1969) geschat op 36×10^3 ton N/jaar.

Voor zover wij weten bestaat geen dergelijke schatting voor de Belgische kust.

3.2.- Uitwisseling door advektie

De advektie flux van een nutriënt langsheen een grenslijn loodrecht op de algemene stroomlijnen, kan men schatten door de integratie te maken, langsheen deze grens, van het produkt van het residueel debiet [gegeven door het model van de residuele stroom van Nihoul en Ronday (1974)] met de plaatselijke concentratie der nutriënten.

Dit is gedaan in figuur 6 voor de zuid-grens en de noord-grens van de zone 1 S. Voor deze zone beschikken wij hiervoor voor een voldoende aantal gegevens.

Voor wat betreft het ammonium komt er geen signifikatief verschil te voorschijn tussen de binnenkomende en uittredende fluxen in de zone 1 S. De uittredende fluxen der nitraten zijn echter systematisch hoger dan de binnenkomende fluxen, wat er op wijst dat de zone wel nitraten uitvoert maar geen ammonium.

De gebruikte methode om deze fluxen te berekenen is echter, voor- namelijk om twee redenen, niet erg precies

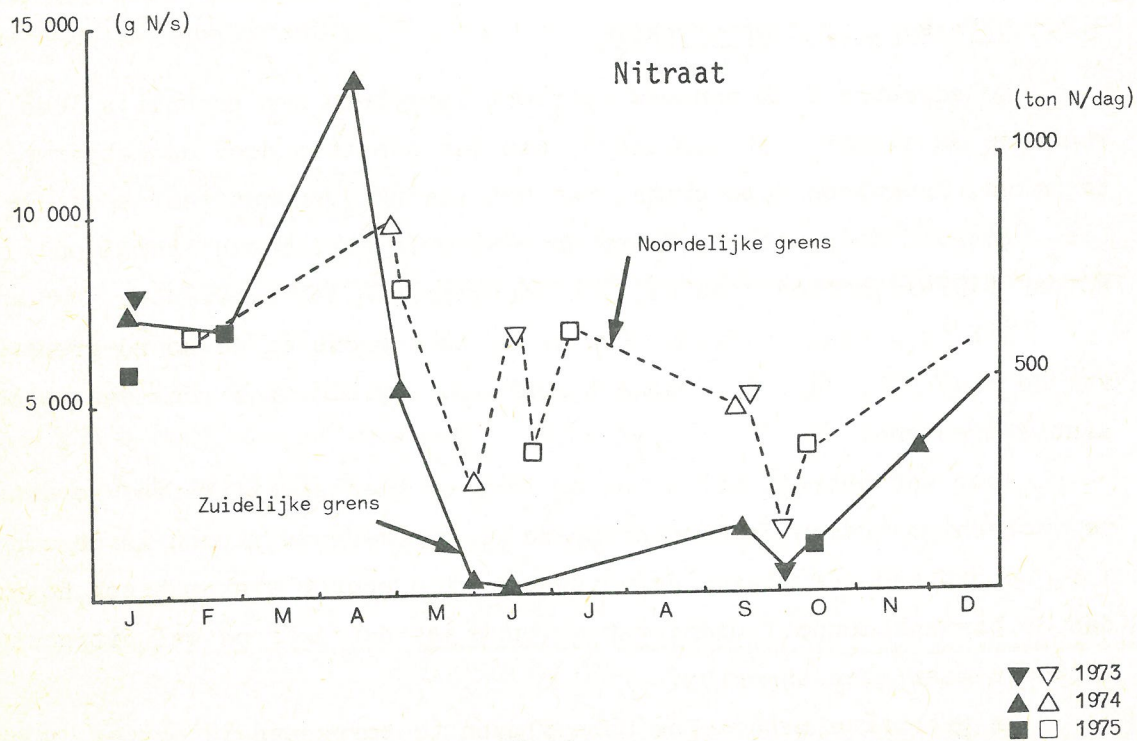
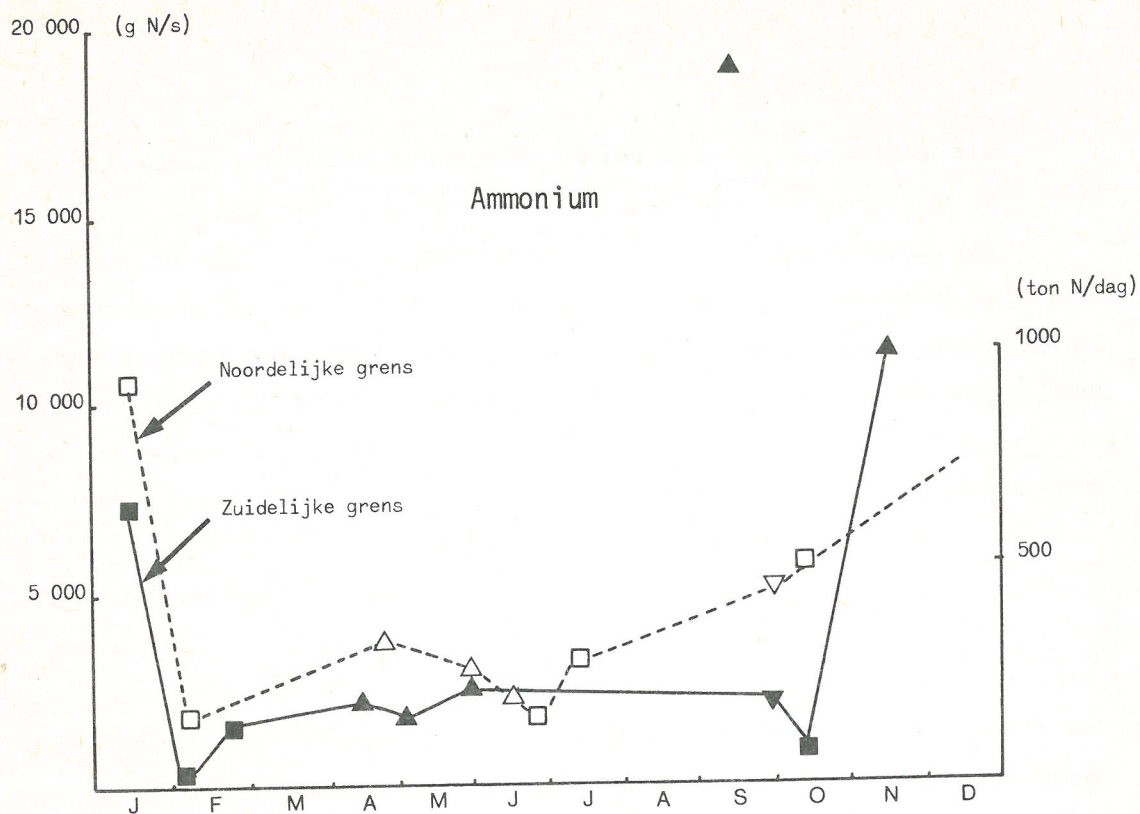


fig. 6.

▼▽ 1973
▲△ 1974
■□ 1975

i) Er wordt gebruik gemaakt van een gemiddeld residueel cirkulatie model, terwijl de debieten plaatselijk en tijdelijk sterk kunnen veranderen onder invloed van meteorologische omstandigheden.

ii) In de bilan is ~~er~~ geen rekening gehouden met dispersie-fluxen. Voor de noordelijke grens van de zone 1 S kunnen de dispersiefluxen, wegens de nabijheid van de Rijn die belangrijke gradiënten van concentraties veroorzaakt, het bilan op een niet onbelangrijke mate beïnvloeden.

Het is om deze redenen dat we niet trachten het verschil tussen de binnenkomende en buitengaande fluxen, vooral van het nitraat, te quantifiëren. We houden het bij de hierboven getrokken kwalitatieve conclusie.

Hoogstens zou men kunnen zeggen dat dit verschil een grootte-orde heeft van 10^3 tot 10^4 ton N/jaar, d.w.z. van dezelfde grootte-orde is als de aanvoer van terrigene nitraten.

4.- De stikstof als limiterend element voor de primaire produktie

Het fytoplankton neemt de verschillende nutriënten op uit het milieu volgens een stoechiometrie die door zijn eigen scheikundige samenstelling bepaald wordt.

Zo is de verhouding N/P in het fytoplankton meestal begrepen tussen 5 en 16 [Ryther *et al.* (1971)], zodat het volgens deze verhouding is dat de N en het P opgenomen wordt voor de primaire produktie.

De waarden van de verhoudingen van de opgeloste minerale stikstof t.o.v. de opgeloste minerale fosfor in het zeewater geven waardevolle inlichtingen over het potentieel limiterend karakter van een van deze twee nutriënten : indien de verhouding N/P valt op waarden die lager liggen dan 10 , en dit gedurende een periode van intense activiteit van het fytoplankton, dan heeft men te maken met een beperking te wijten aan stikstof. Indien de verhouding N/P integendeel stijgt tot boven de 15 , dan is het fosfor het limiterende element.

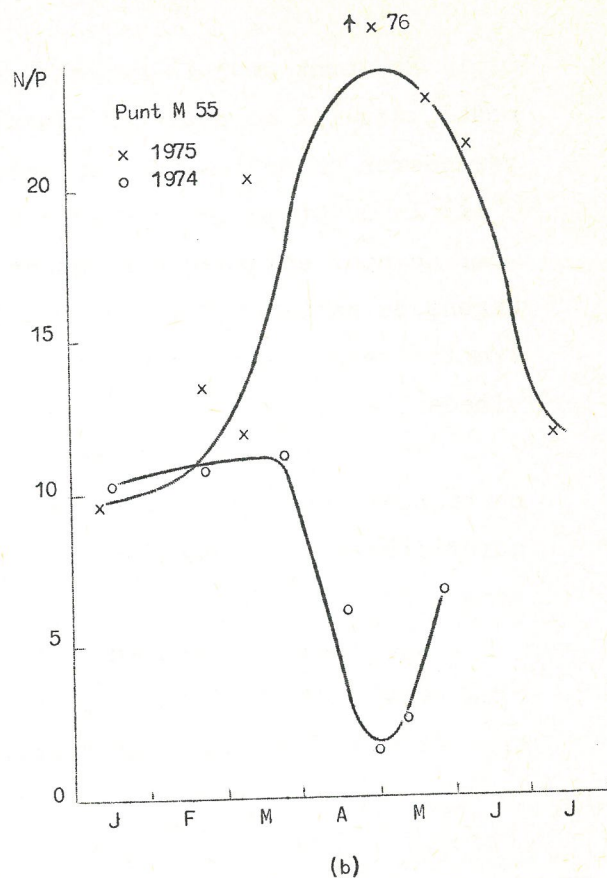
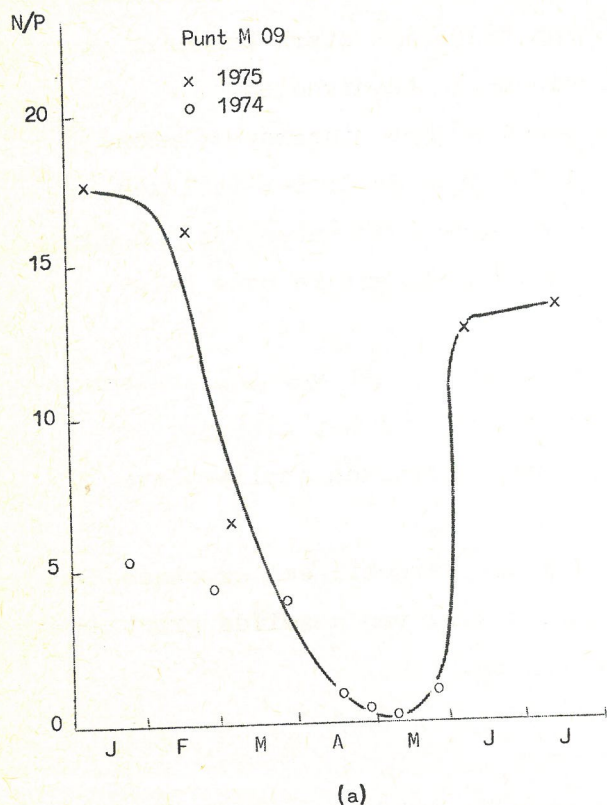


fig. 7.

De evolutie van de verhouding N/P (opgeloste nutriënten) van januari tot juli in het zeewater wordt weergegeven in de figuren 7a,b voor een punt in de zone 2 en in de zone 1 S.

In de zone 2 stelt men vast dat er een snelle daling optreedt van de verhouding N/P gedurende de voorjaarsbloom. Waarden van ± 15 dalen tot waarden die veel lager liggen dan deze die in het fytoplankton zelf worden waargenomen (0,1). Hierna gebeurt, in de zomer, terug een stijging tot de normale waarde 10 tot 15.

In deze zone is dus de stikstof zonder twijfel het limiterend element van de primaire produktie. Dit komt overeen met de waarnemingen van Schott en Ehrhardt (1969).

In de zone 1 S is de toestand veel ingewikkelder. Ze schijnt te verschillen van jaar tot jaar en volgens de omstandigheden kan ofwel het N ofwel het P het limiterend element zijn.

Van Bennekom *et al.* (1975) vermelden waarden van de verhouding N/P die hoger liggen dan 100 (opgeloste minerale toestand) in de zone 1 N, en dit op het ogenblik van de voorjaarsbloom. Ze besluiten hieruit dat voor de zone van de Nederlandse kust het P het voornaamste limiterende element is. De conclusie is geldig voor die zones die onder de directe invloed staan van de Rijn en de Maas, gezien het relatief zeer grote gehalte aan N t.o.v. het P in deze twee stromen (tabel 2).

Tabel 2

Verhouding N/P bij de "input" van nutriënten van de voornaamste estuaria (in ton per jaar)

	Aanvoer van N		Aanvoer van P		Molaire verhouding		Auteurs
	opgelost	totaal	opgelost	totaal	opgelost	totaal	
Schelde	8500	11400	1400	1500	13,4	16,8	Wollast (1976)
Rijn	270000	360000	13400	28800	44,6	27,7	Van Bennekom et al. (1975)
Maas	45000	55000	2100	4400	47,4	27,7	

Dit moet echter niet veralgemeend worden tot de ganse Belgische kust, die voornamelijk onder invloed staat van de Schelde. Hier is de verhouding N/P veel kleiner (tabel 2).

Referenties

- ARMSTRONG, F.A.J., BUTLER, E.I., BOALCH, G.T., (1970). Hydrographic and nutrient chemistry surveys in the western English Channel during 1961 and 1962, *J. Mar. Biol. Ass.*, 50, 883-905.
- NIHOUL, J.C.J. and RONDAY, F.C., (1976). Hydrodynamic models of the North Sea, *Mém. Soc. Sc. Liège*, 2 [Proc. 7th Liège Coll. on Ocean Hydrodynamics, May 1975].
- PORTMAN, (1969). Report of the ICES Working Group on pollution of the North Sea; Cooperative Research Report, series A n° 13.

RYTHER, J.H., DUNSTAN, W.M., (1971). Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment, *Science*, 171, 1008-1013.

SCHOTT, F., EHRHARDT, M., (1969). On fluctuations and mean relations of chemical parameters in the north western North Sea, *Kieler Meeresf.*, 25 (2), 272-278.

VAN BENNEKOM, A.J., GIESKERS, W.W.C., TIJSEN, J.B., Eutrophication of Dutch coastal waters, *Proc. R. Soc. London, B*, 189, 359-374.

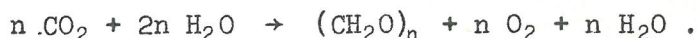
WOLLAST, R., (1976). Transport et accumulation de polluants dans l'estuaire de l'Escaut, in *L'estuaire de l'Escaut*, Volume 10 du présent rapport.

Hoofdstuk III

Het compartiment fytoplankton en de betrokken flux

1.- Inleiding

De centrale rol die het fytoplankton speelt in de cyclus van de organische stof is bekend. Men weet dat de ééncellige wiertjes, in suspensie in het water, de lichtenergie gebruiken om organische stof te synthetiseren, uitgaande van anorganisch opgelost materiaal, en dit volgens de algemene formule :



Gelijktijdig worden andere biogene elementen actief uit het milieu opgenomen (stikstof, fosfor, zwavel, oligoëlementen, enz.) in vrij konstante verhoudingen.

Deze organismen — autotrofe organismen — onderscheiden zich van de heterotrofe organismen die zich voeden met reeds gesynthetiseerd materiaal.

De bepaling van het volume van het compartiment fytoplankton, en van zijn chemische samenstelling is de eerste stap in de studie van de trofische keten. Daarna moeten de *in*- en *output* fluxen die het volume regelen van het compartiment fytoplankton bepaald worden.

1.1.- De input-flux (bruto primaire produktie)

Deze grootheid wordt experimenteel gemeten. We hebben ons toegelegd op de verfijning der meetmethode en op de studie van de meest voor de hand liggende regulatie : deze van de lichtenergie. We trachten

ook de andere belangrijkste interacties beter te begrijpen : nutriënten en temperatuur.

1.2.- De output-flux

Ze zijn moeilijk rechtstreeks meetbaar :

- de ademhaling : deze kan bepaald worden in een axenitische kultuur, maar in een natuurlijk staal is er steeds interferentie met de ademhaling der heterotrofe organismen (vnl. bacteriën).

- de excretie : deze schijnt gebonden te zijn aan de fotosynthese. Waarschijnlijk voedt deze flux van oplosbaar organisch materiaal de produktie van de planktonische heterotrofe bacteriën. Een methode voor de direkte bepaling is uitgewerkt, maar is niet in routine kunnen toegepast worden.

- natuurlijke mortaliteit : deze komt tot uiting bij het uitwerken van de balans der activiteiten van het systeem. Alhoewel te voorzien, bestaat er een controverse over dit verlies.

- *grazing*-mortaliteit : deze is bekend dank zij de metingen der ingestie, uitgevoerd op het zooplankton.

2.- Volume en samenstelling van het kompartiment fytoplankton

2.1.- Scheikundige samenstelling van het fytoplankton en bepaling van de biomassa, uitgedrukt in C en N

2.1.1.- Methodiek

De bepaling van de chemische samenstelling van het fytoplankton laat toe :

- 1) het voedsel-potentieel te meten dat ter beschikking staat van de "grazers",

- 2) in relatie met het omringende milieu geeft het bijkomende informatie over de invloed van het milieu op het *pattern* van de fotosynthese.

Het uitvoeren van dit programma stoot op praktische moeilijkheden. Inderdaad, het verzamelen van het fytoplankton kan niet "zuiver"

gebeuren. Vooral in de kuststreek maakt het deel uit van de "particulaire organische stoffen", samen met de bacteriën, het microplankton en de detritus van diverse oorsprong.

Regressieberekeningen, uitgaande van de resultaten van analytische scheikunde lieten toe een idee te krijgen van de hoeveelheid fytoplankton in de stock organische stof.

De stappen van de gebruikte methode zijn de volgende :

- a) schatting van de totale particulaire organische stof door dosering der proteïnen, koolhydraten en totale lipiden;
- b) schatting van de hoeveelheid levende materie van het fytoplankton door middel van de bepaling van chlorofyl a en de pheo-pigmenten a.

De nadelen van deze methode zijn :

- micro-organismen zonder chlorofyl worden niet bepaald (vnl. bacteriën),
- de hoeveelheid metaboliëten die geassocieerd zijn met het chlorofyl variëren volgens de soorten en volgens de fysiologische toestanden,
- de chlorofylmolecule is zeer teer en degradeert zeer snel. We hebben gemerkt dat pheo-pigmenten gevormd werden gedurende de ontledingen. Het is hiervoor dat we de totale vegetale biomassa behandelen (in tegenstelling tot de vorige rapporten).

2.1.2.- Verticale en spatiale verspreiding

De verticale profielen wijzen op een homogeniteit van de waterkolom voor alle punten van het onderzochte netwerk, met uitzondering van de stations die het dichtst bij de kust gelegen zijn : hier is een verhoging waar te nemen bij de bodem. Aangezien dit te wijten kan zijn aan het terug in suspensie brengen van de sedimenten wegens de geringe diepte, werd de diepte voor *sampling* hier op 2 meter gebracht.

Geen sterke dagelijkse variaties zijn waargenomen gedurende een week kruisvaart [Math. Modelsea (1973)].

De resultaten van 5 jaar onderzoek laten toe seizoen- en jaarlijkse verspreidingskaarten op te stellen van de verschillende gemeten parameters. Hieruit blijkt dat deze resultaten, vervolledigd met andere

gegevens, toelaten het onderzochte gebied in de Noordzee onder te verdelen in 3 zones : de zones 1 N en 1 S en de zone 2. De 2 kustzones zijn gekenmerkt door de *input* der estuaria, die sterk zone 1 S beïnvloedt.

2.1.3.- Jaarlijkse gemiddelde waarden van het kompartiment fytoplankton en detritussen

Ook hier werd als eenheid stikstof en koolstof gekozen :

- voor elk punt werd het gewicht van de eiwit-gebonden stikstof bepaald die de totale fytoplanktonbiomassa B_t en de detritus D_t weergeeft.

De jaarlijkse gemiddelden geven :

Zone 1 S :	$N_t = 668 \text{ mg N/m}^2$	
	$B_t = 430 \text{ mg N/m}^2$	zijnde 64 % van de N_t
	$D_t = 238 \text{ mg N/m}^2$	zijnde 36 % van de N_t
zone 1 N :	$N_t = 553 \text{ mg N/m}^2$	
	$B_t = 356 \text{ mg N/m}^2$	zijnde 64 % van de N_t
	$D_t = 197 \text{ mg N/m}^2$	zijnde 36 % van de N_t
zone 2 :	$N_t = 562 \text{ mg N/m}^2$	
	$B_t = 362 \text{ mg N/m}^2$	zijnde 64 % van de N_t
	$D_t = 200 \text{ mg N/m}^2$	zijnde 36 % van de N_t .

Op te merken valt de hogere concentratie aan proteïne gebonden stikstof in de zone 1 S (ongeveer 15 %) en een gelijkaardige verdeling van de proteïne gebonden stikstof in de drie zones. Vergeleken met de gegevens uit de litteratuur, blijkt dat de zone 1 S verrijkt is, de zone 1 N een neritische zone is en de zone 2 meer oceanische kenmerken vertoont.

Zone 1 S :	3,18 $\mu\text{g at. N/l}$	(19,00 - 1,78)
zone 1 N :	1,97 $\mu\text{g at. N/l}$	(3,95 - 1,50)
zone 2 :	1,15 $\mu\text{g at. N/l}$	(3,50 - 0,64) .

- Jaarlijks gemiddelde equivalenten van particulier organisch materiaal uitgedrukt in gewicht koolstof. Het gewicht in C werd berekend uitgaande van de samenstelling der metabolieten (proteïnen, koolhydraten en lipiden) met een voor elk berekend koolstof equivalent. Hieruit volgt een schatting van de maximaal beschikbare energie voor filtervoeders.

De bekomen resultaten zijn hierna uitgedrukt :

$$\begin{array}{llll} \text{zone 1 S : } C_t = 9125 \text{ mg C/m}^2 & & & \\ B = 3577 \text{ mg C/m}^2 & \text{zijnde } 39 \% & B = 3566 \text{ mg C/m}^2 & \\ D = 5548 \text{ mg C/m}^2 & \text{zijnde } 61 \% & & \\ \\ \text{zone 1 N : } C_t = 7000 \text{ mg C/m}^2 & & & \\ B = 2300 \text{ mg C/m}^2 & \text{zijnde } 32 \% & B = 2271 \text{ mg C/m}^2 & \\ D = 4700 \text{ mg C/m}^2 & \text{zijnde } 68 \% & & \\ \\ \text{zone 2 : } C_t = 10731 \text{ mg C/m}^2 & & & \\ B = 3842 \text{ mg C/m}^2 & \text{zijnde } 36 \% & B = 3824 \text{ mg C/m}^2 & \\ D = 6889 \text{ mg C/m}^2 & \text{zijnde } 64 \% & & \end{array}$$

Opmerking

De gegevens van de zone 1 N moeten met voorzichtigheid geïnterpreteerd worden wegens het klein aantal staalnamen.

2.1.4.- Seizoen variaties

De jaarcyclussen zijn weergegeven in de figuren 1a,b,c; 2a,b,c; 3a,b,c; 4; 5; 6. De juiste curve is moeilijk weer te geven wegens de sterke dispersie der resultaten, zodat de voorjaarsbloom wel, de na-jaarsbloom niet nauwkeuring weer te geven zijn.

De, in verhouding met de waargenomen hoge primaire produktiviteit in de zone 1 N, kleine toename van de biomassa in het voorjaar wordt verklaard door de grotere mortaliteit die te wijten is aan de *grazing*.

Het verloop der bekomen resultaten kan verklaard worden door :

- natuurlijke mortaliteit, gevolgd door een bakteriële mineralisatie,
- horizontaal transport.

1. Rekening houdend met de interferentie van de "faecale pellets" (HECQ) in de berekening van het fytoplankton.

mg N/m²

3000

2000

1000

fig. 1a.

Zone 1S

Totaal particulair eiwitgebonden stikstof

- ★ 1973
- 1974
- ▲ 1975

J

F

M

A

M

J

J

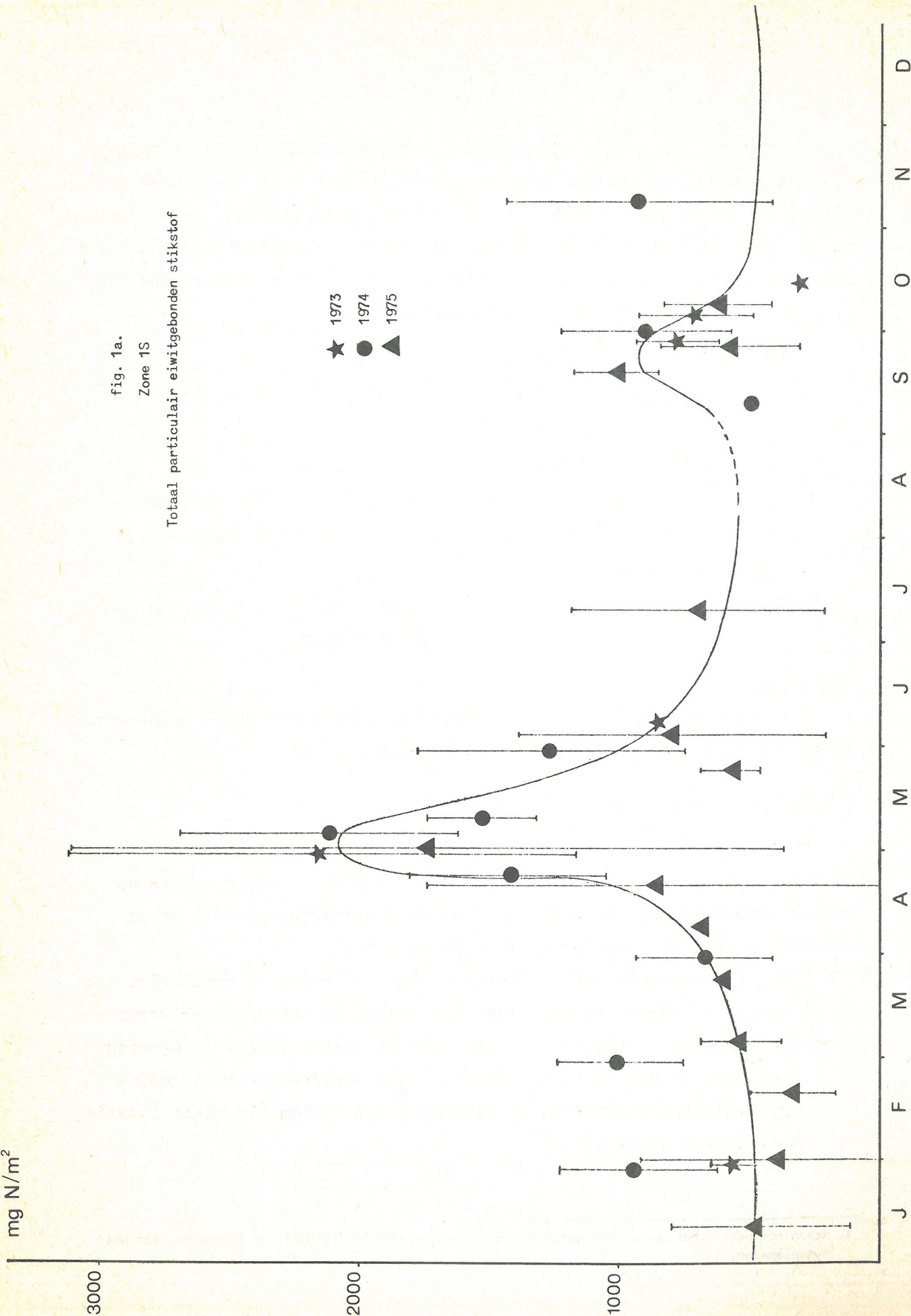
A

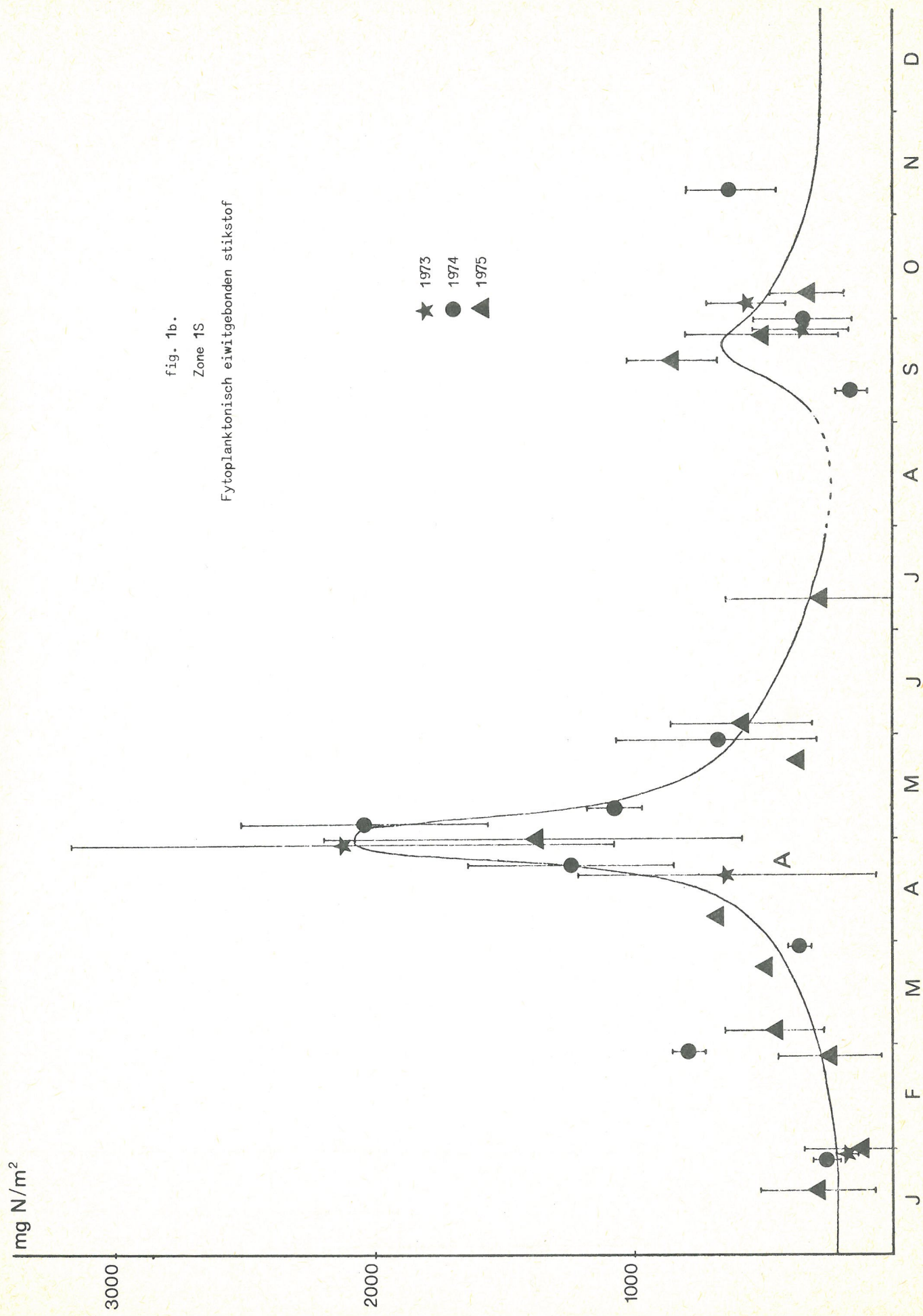
S

O

N

D





★ 1973
● 1974
▲ 1975

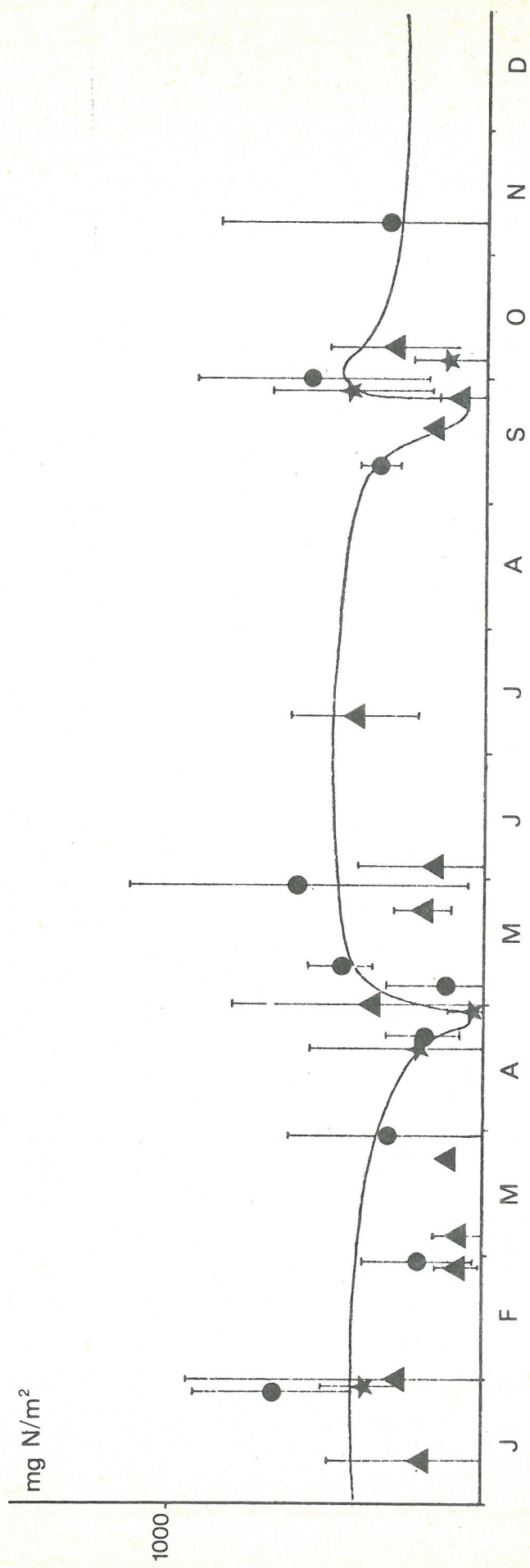


fig. 1c.

Zone 1S

Eiwitgebonden stikstof in detritus

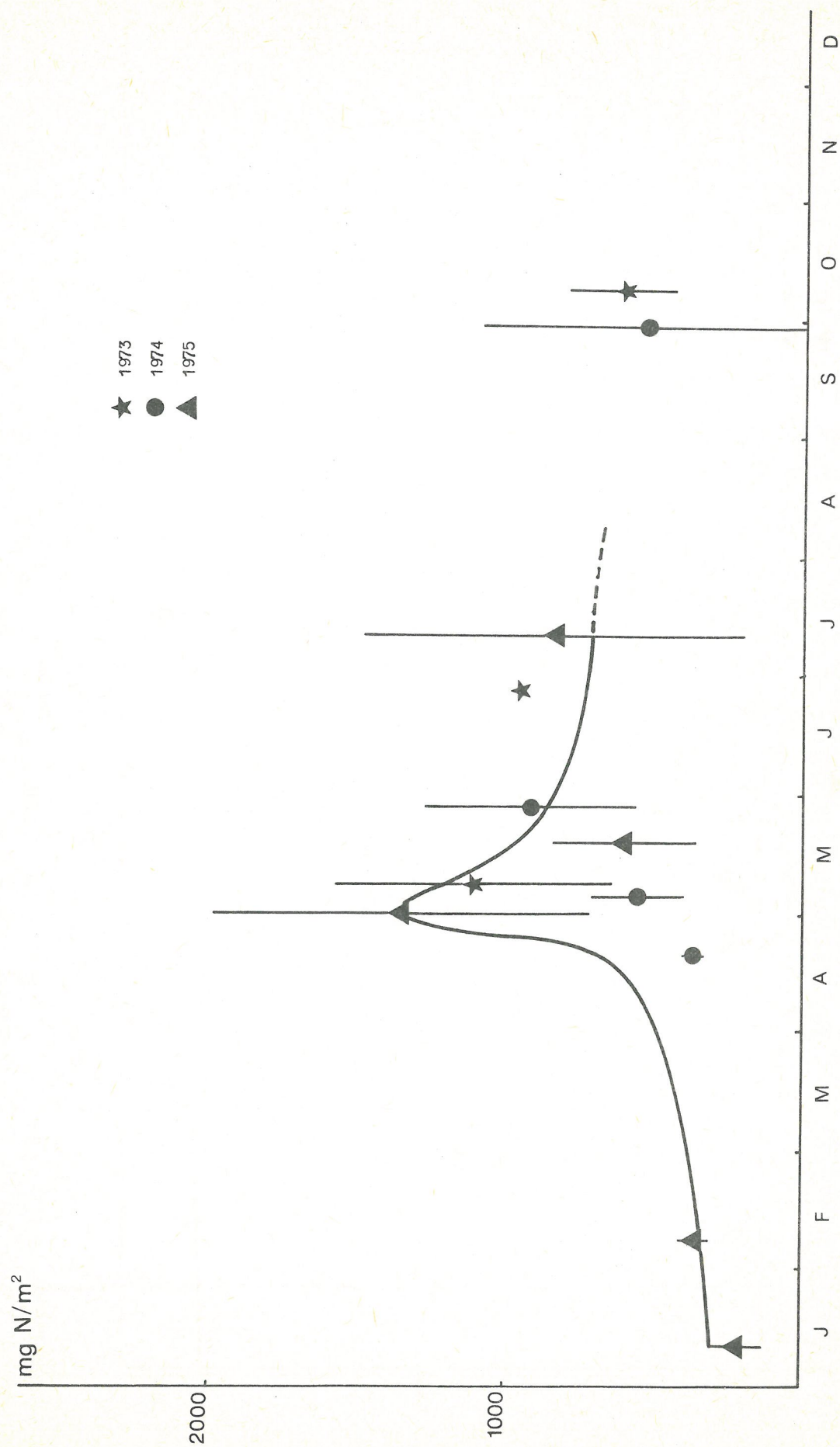


fig. 2a.

Zone 1N

Totaal partikulair eiwitgebonden stikstof

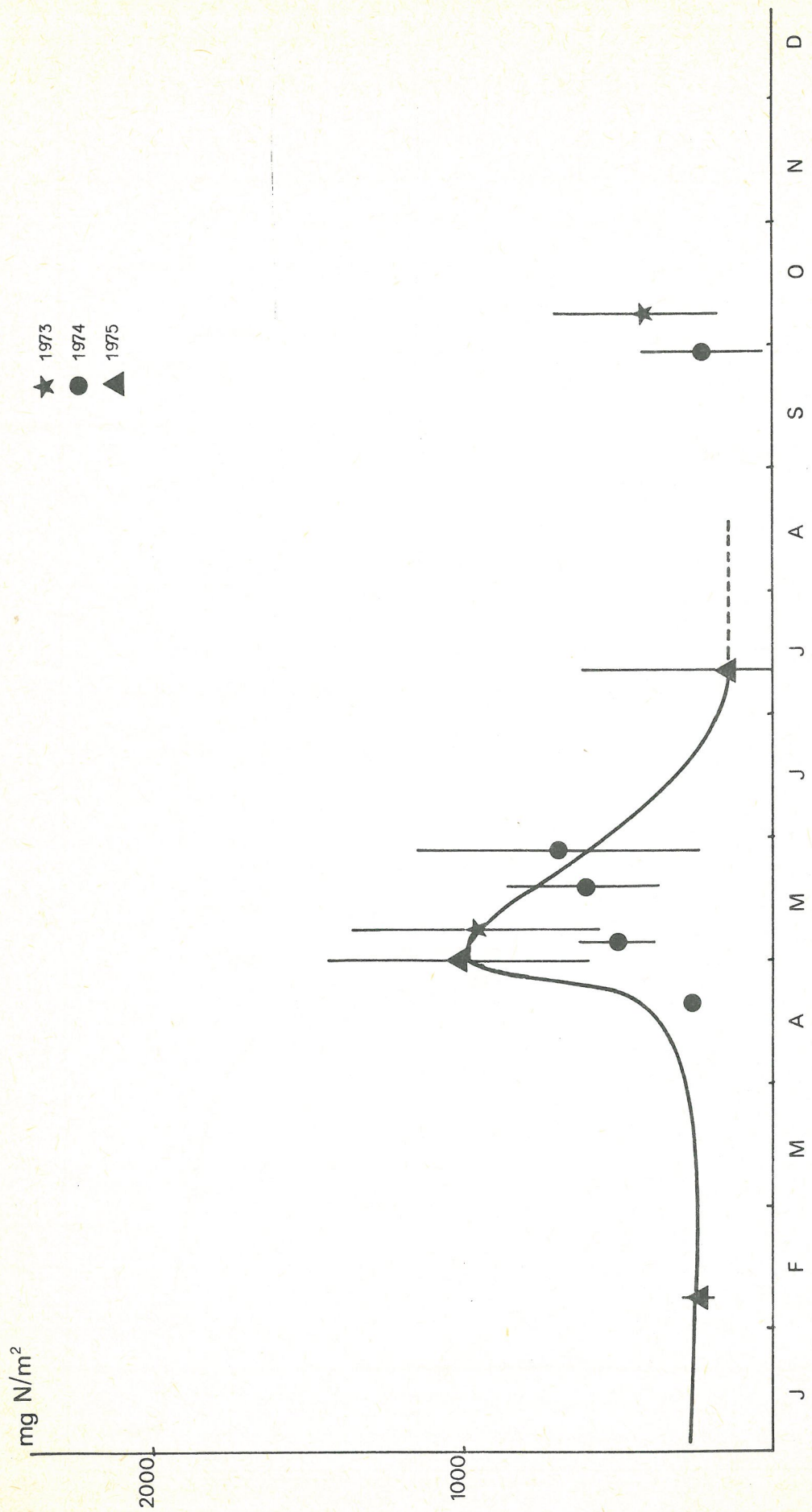


fig. 2b.

Zone 1N

Fytoplanktonisch eiwitgebonden stikstof

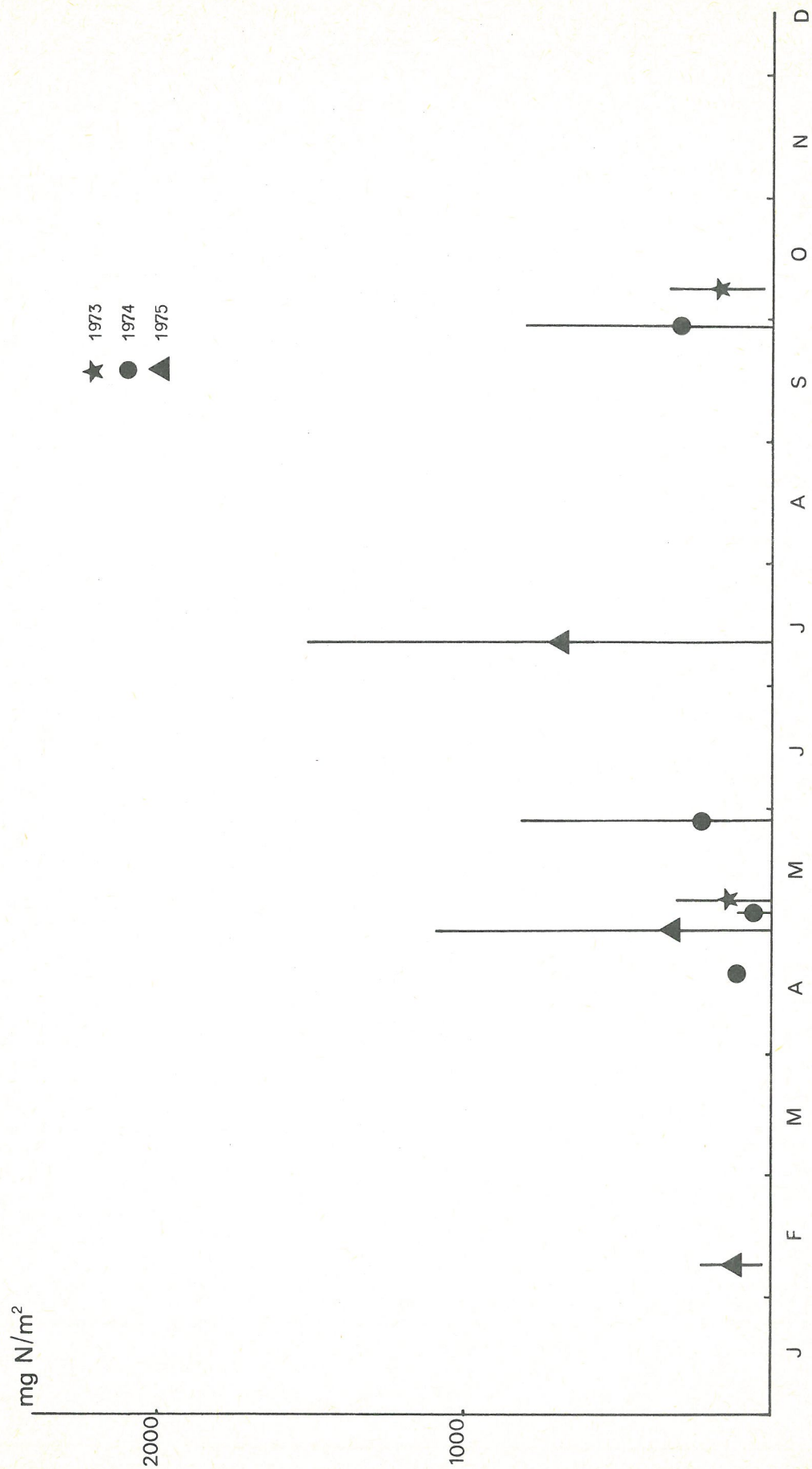


fig. 2c.

Zone 1N

Eiwitgebonden stikstof in detritus

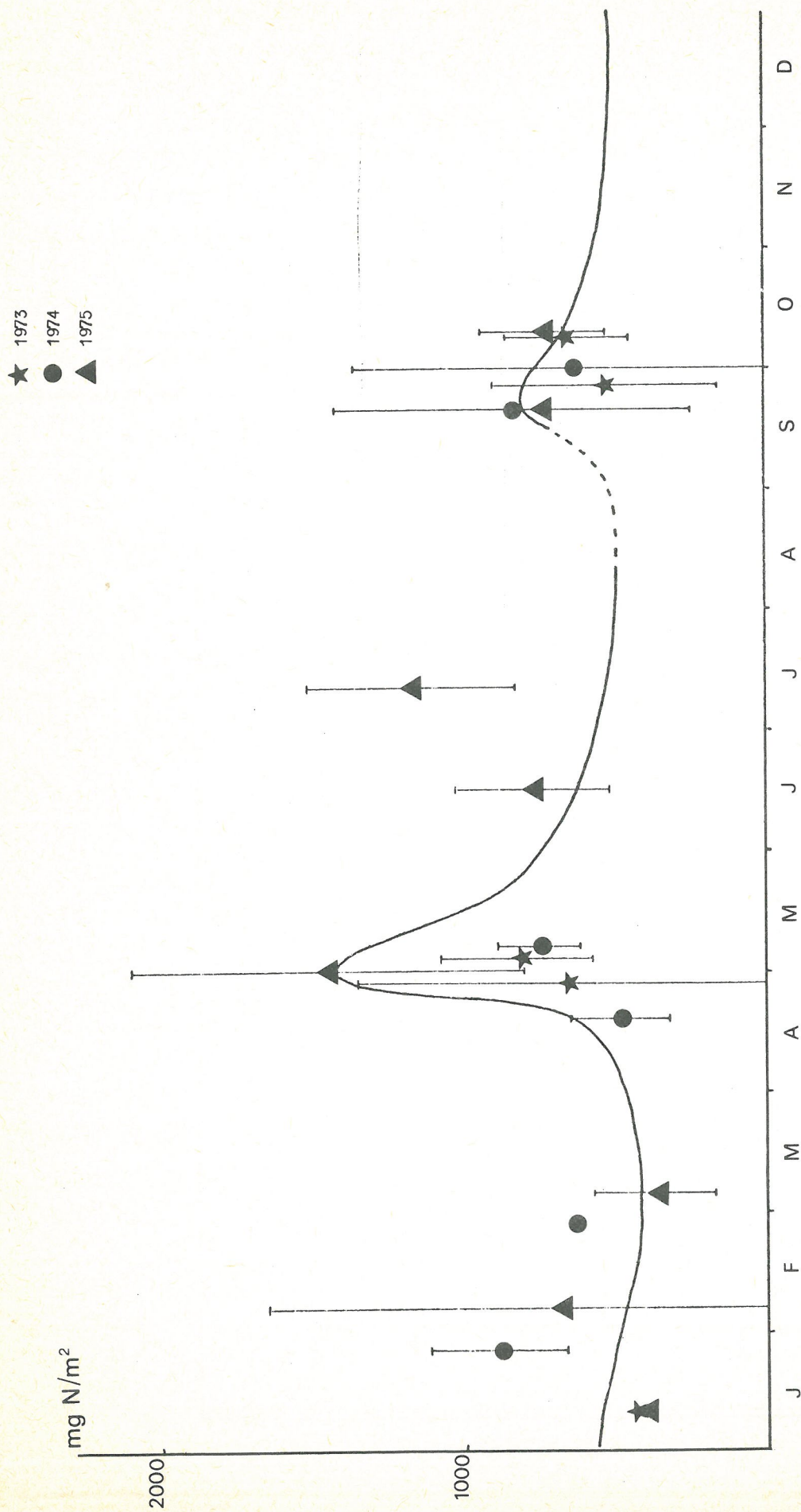


fig. 3a.

Zone 2

Totaal particulier eiwitgebonden stikstof

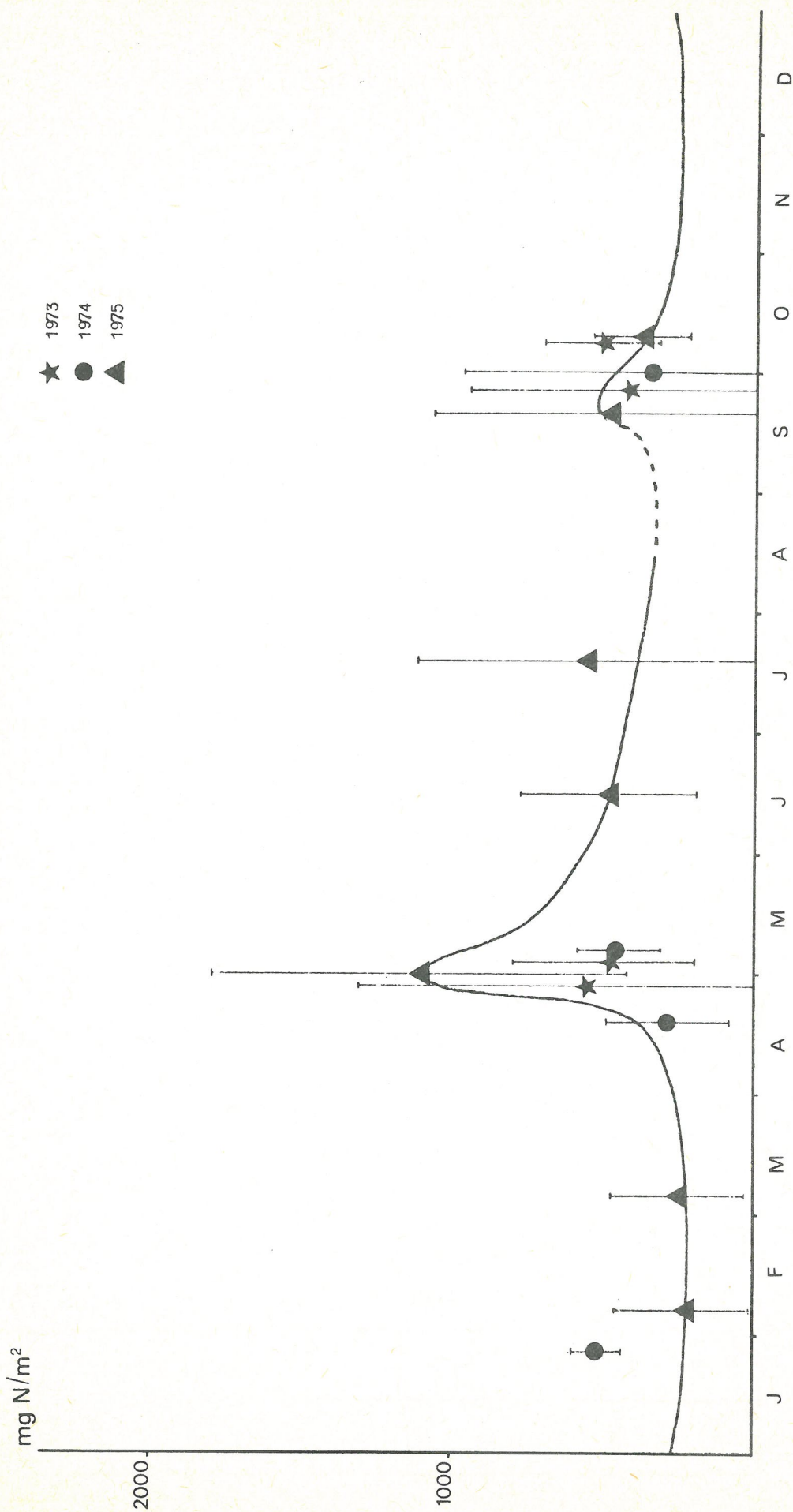


fig. 3b.

Zone 2

Fytoplanktonisch eiwitgebonden stikstof

★ 1973
● 1974
▲ 1975

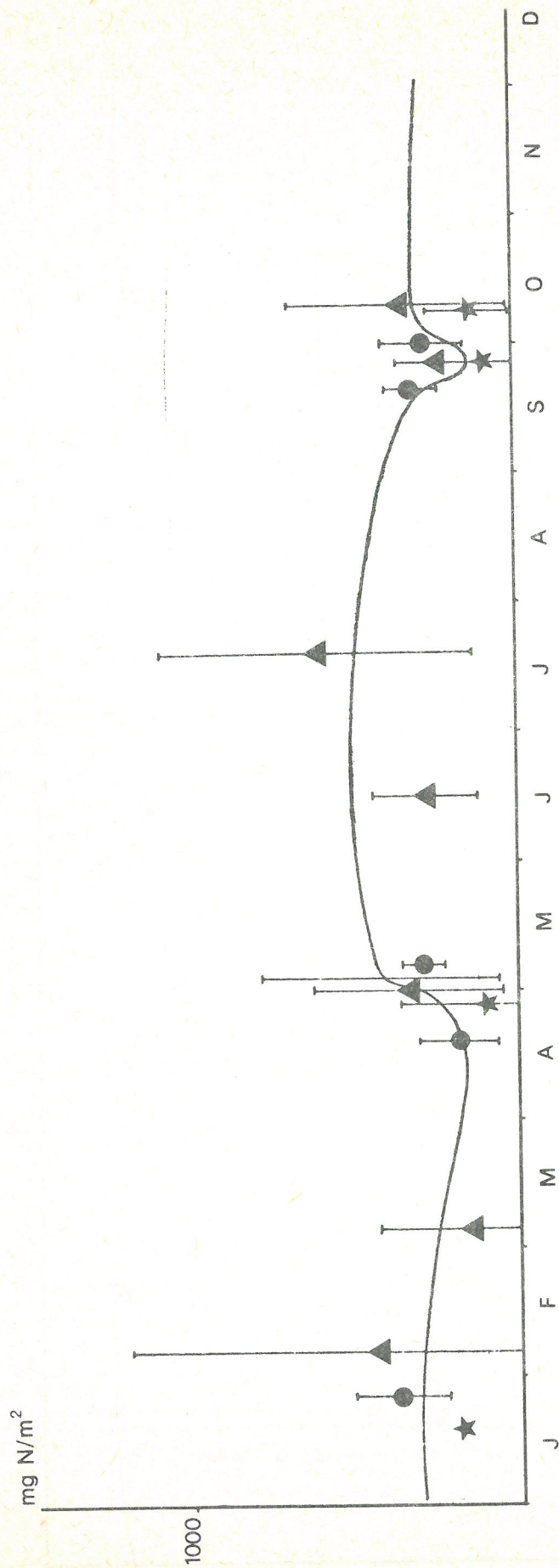


fig. 3c.
Zone 2
Eiwitgebonden stikstof in detritus

mg (chl a + phaeo a)/m²

★ 1973
● 1974
▲ 1975

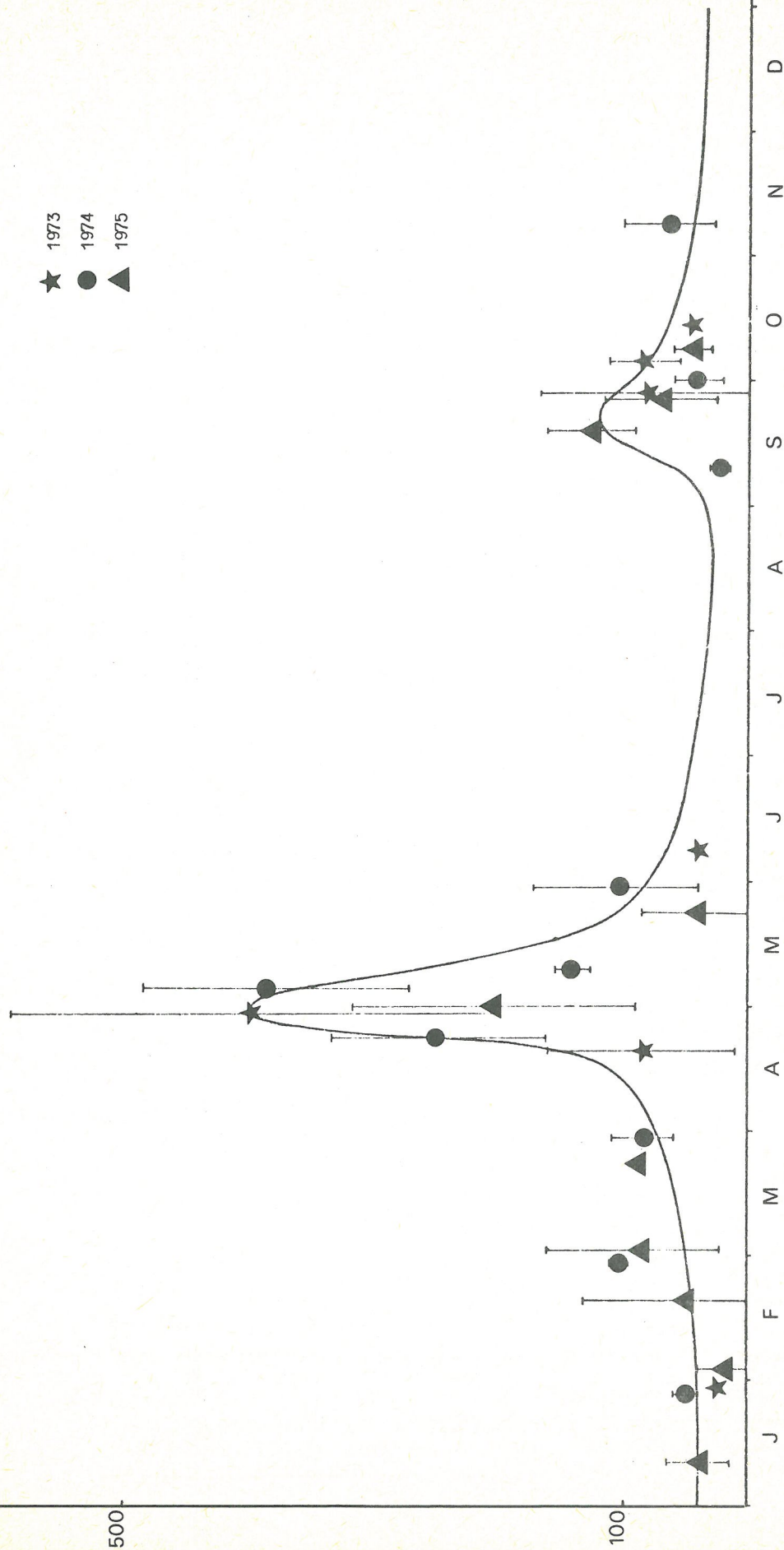


fig. 4.
Zone 1S
Biomassa fytoplankton

mg (chl a + pheo a)/m²

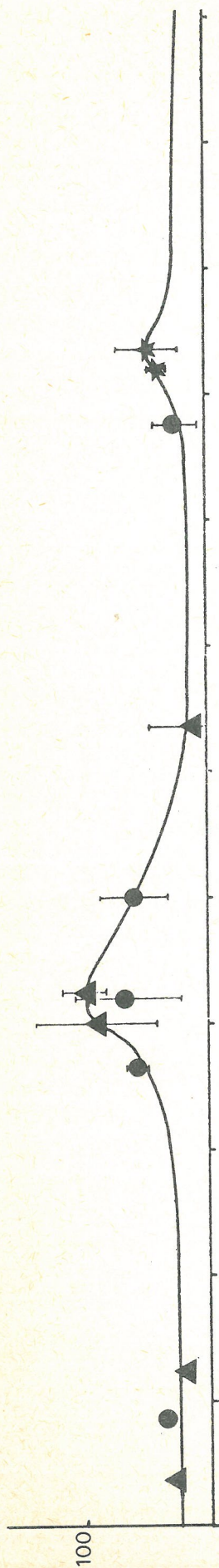


fig. 5.
Zone 1N
Biomassa fytoplankton

★ 1973
● 1974
▲ 1975

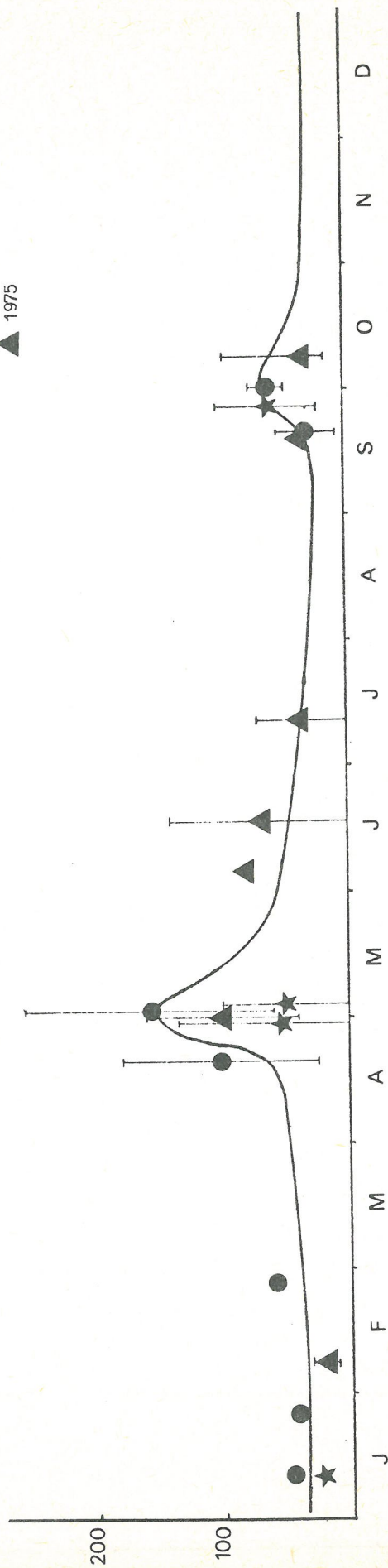


fig. 6.
Zone 2
Biomassa fytoplankton

Figuur 7 wijst op de korrelatie tussen de biomassa van het fytoplankton B_a , het stikstofgehalte in de detritus (afkomstig van deze biomasse D_v) en het niet-plantaardig gebonden eiwit D_{nv} . D_v is minimaal gedurende de fytoplanktonbloom, verhoogt langzaam en bereikt zijn maximale waarde in het begin van de afname der biomassa. Een vermindering hiervan gebeurt ten voordele van de toename van de hoeveelheid D_{nv} .

Figuur 8 geeft twee maxima weer van de concentraties stikstof in de zone 2 (zone 2 zuid en zone 2 noord). De maxima worden waargenomen met een tijdsinterval van 10 dagen. Aangezien de tijd, nodig om van het ene punt naar het andere punt voor de watermassa 10 dagen bedraagt [Nihoul en Runday (1974)], kan dit verschijnsel te wijten zijn aan *patchiness*.

Uitgedrukt in eiwitgebonden N vertegenwoordigt het fytoplankton 64 % van het totaal met een maximum van praktisch 100 % gedurende de voorjaarsbloom.

Voor koolstof is dit gemiddeld niet meer dan 40 % van het totaal.

Het fytoplankton vormt het belangrijkste deel van het particulier organische materiaal en oefent er een controle op uit.

Het particulier organisch materiaal, uitgedrukt in C of N, dat zich in de totale waterkolom bevindt is even belangrijk in de zone 1 S (15 meter diepte) als in de zone 2 (35 meter diepte) (tabel 1). Het nutritief potentieel dat aanwezig is per *volume*-eenheid geeft duidelijk het verschil in de zones weer.

Tabel 1

	Totaal	Fyto	Detritus	Totaal	Fyto	Detritus
	(mg N/m ³)			(mg C/m ³)		
1 S	44,5	29	15,5	608	238	370
1 N	28	18	10	350	115	235
2	16	10	6	307	110	197

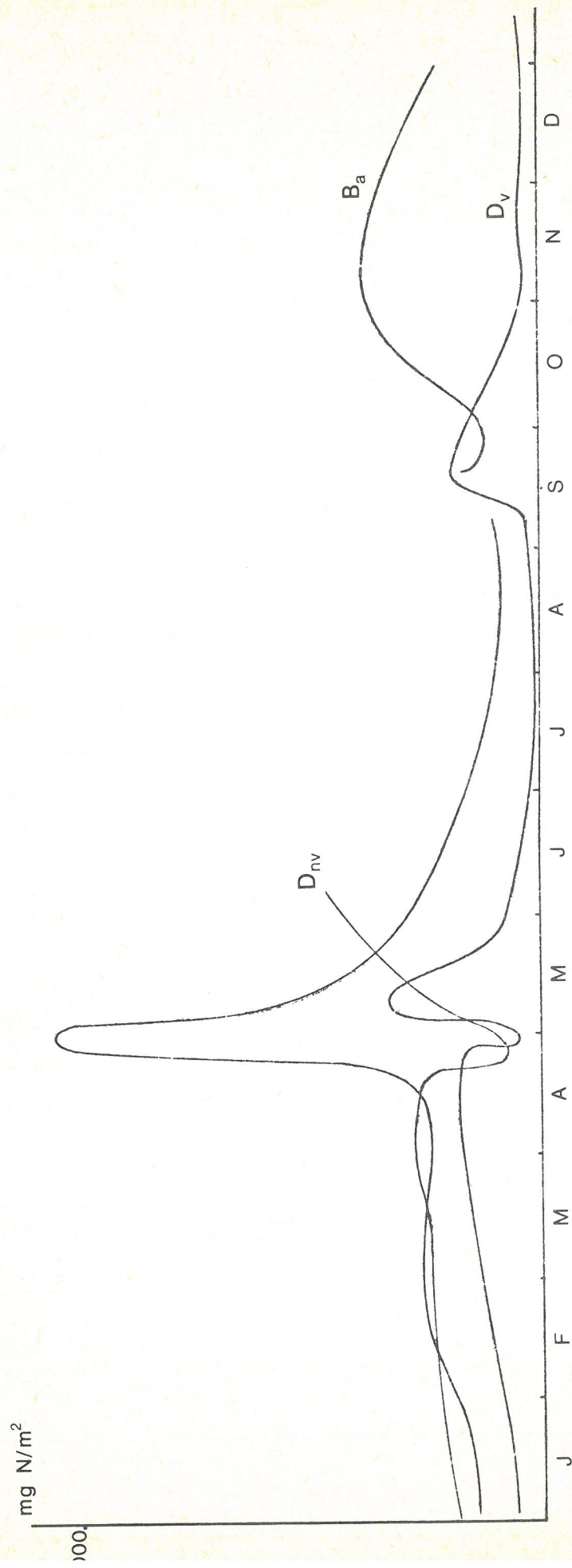


fig. 7.

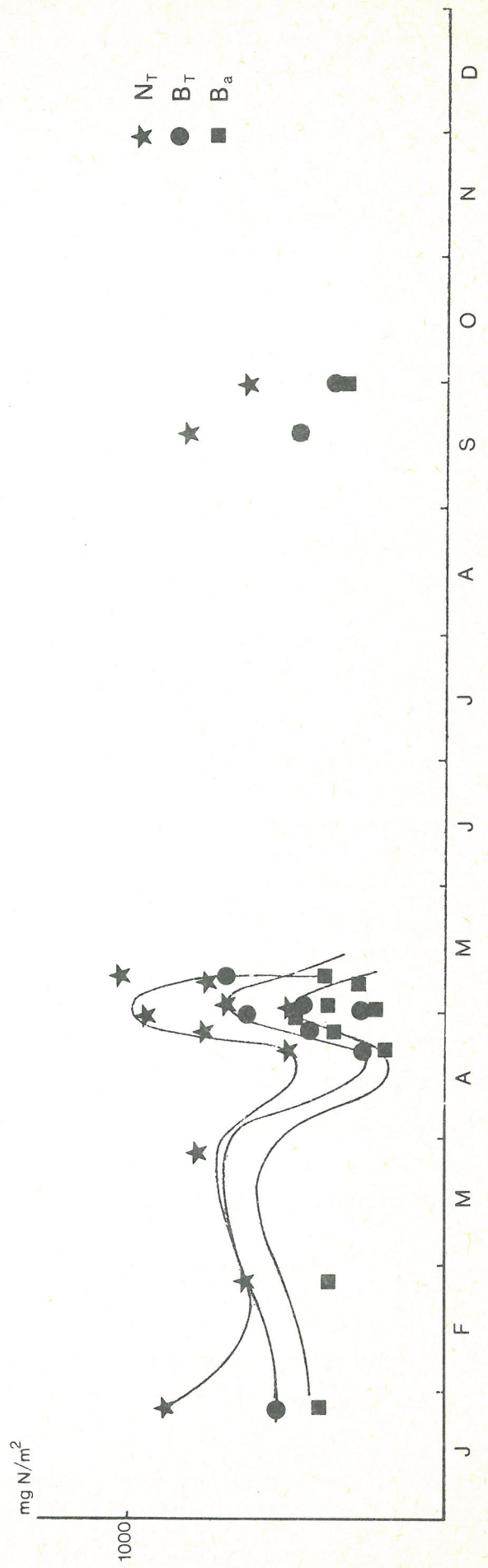
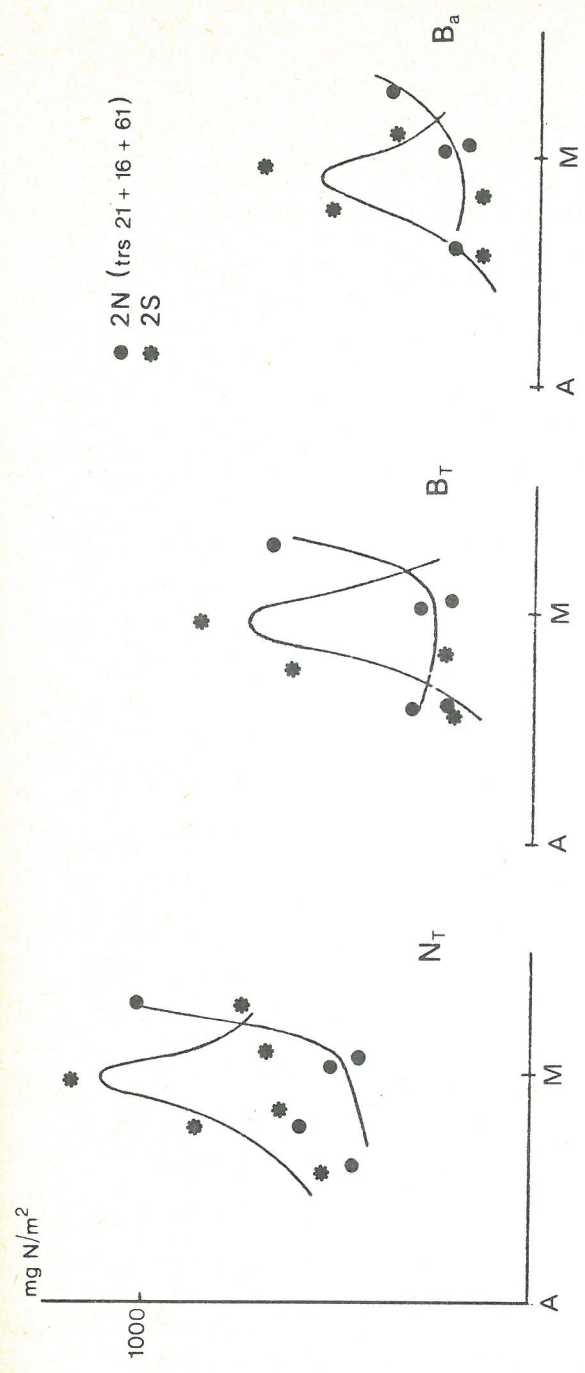


fig. 8.

De hoeveelheid fytoplankton ter beschikking van het herbivoor
zooplankton geeft voor de verschillende zones per m^3 (tabel 2) :

Tabel 2

Fyto/zoo	1S	1N	2
Koolstof	12,9	15,5	12,9
Stikstof	5,5	9	4,3

2.2.- Ruimelijke en in de tijd voorkomende variaties van het fytoplankton, volgens de bepalingen der potentiële produktie

De resultaten van de potentiële aktiviteit geven slechts gedeeltelijk de hoeveelheid fytoplankton weer. Het voordeel van de methode ligt in de enorme gevoeligheid, die toelaat onder alle omstandigheden resultaten te verkrijgen.

2.2.1.- Vertikale verspreiding

Reeds sinds 1971 hebben wij erop gewezen dat de fotosynthetische capaciteit van de genomen stalen langsheen een vertikaal profiel bij het grootst aantal stations gedurende een kruisvaart konstant bleef.

De fotosynthetische capaciteit van gelijk welke diepte bedraagt gemiddeld 89 % van de maximale capaciteit gevonden in het profiel (figuur 9). Dit betekent dat het water van de Z. Baai der Noordzee gedurende het ganse jaar tot op de bodem goed gemengd is. Uitzonderingen op deze homogeniteit zijn enkele malen waargenomen in de nabijheid van de estuaria en vlak langs de kust (zie volume 7).

2.2.2.- Horizontale verspreiding en afbakening der zones

Bij de studie van de potentiële produktie loste de mozaïek verspreiding der dominante populaties zich op in eenvoudiger gradiënt. Deze zijn meestal loodrecht op de kust gericht.

Figuur 10 en 11 toont dit aan voor verschillende perioden in het jaar, zowel voor het nanno- als het microplankton.

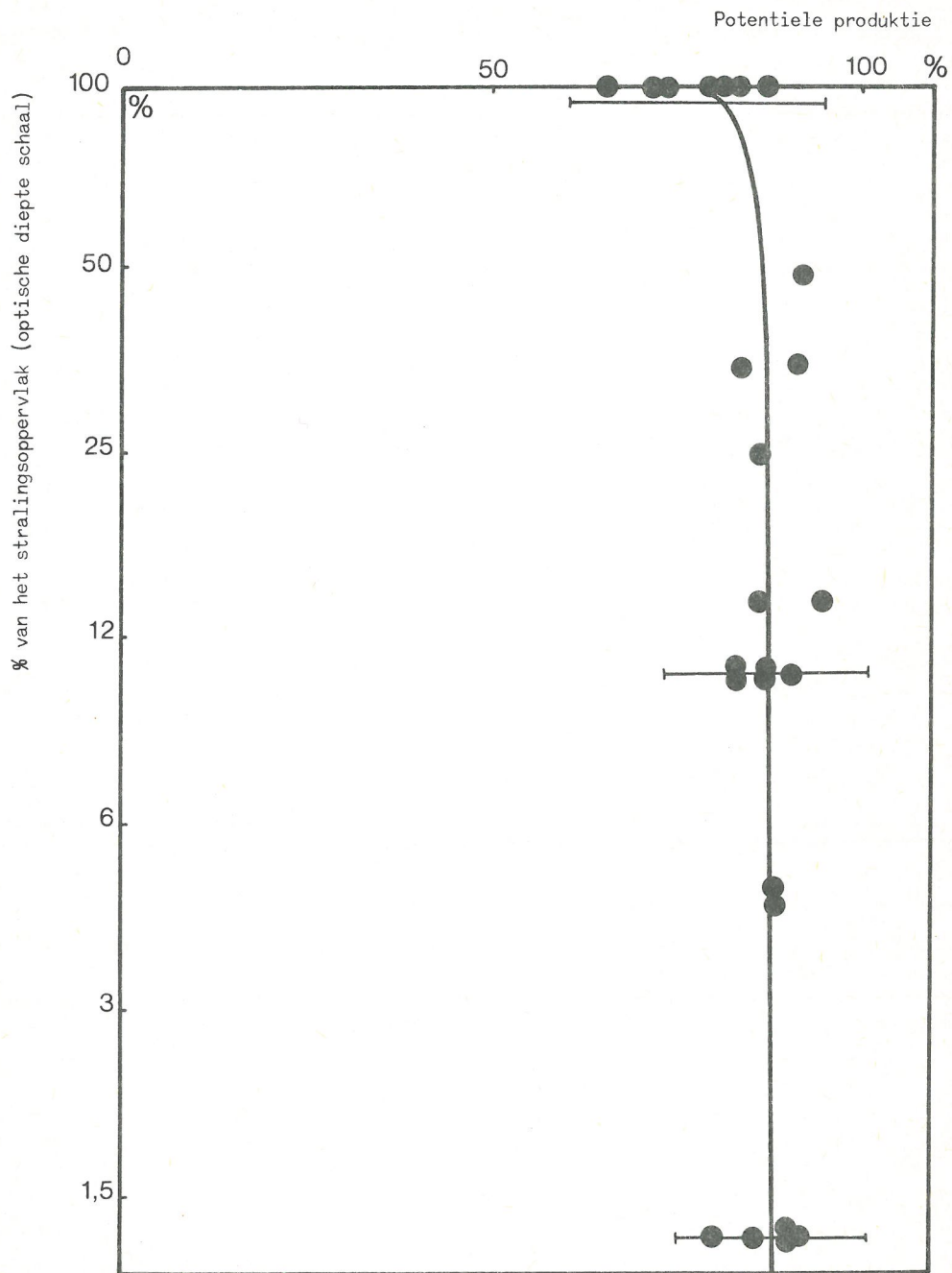


fig. 9.

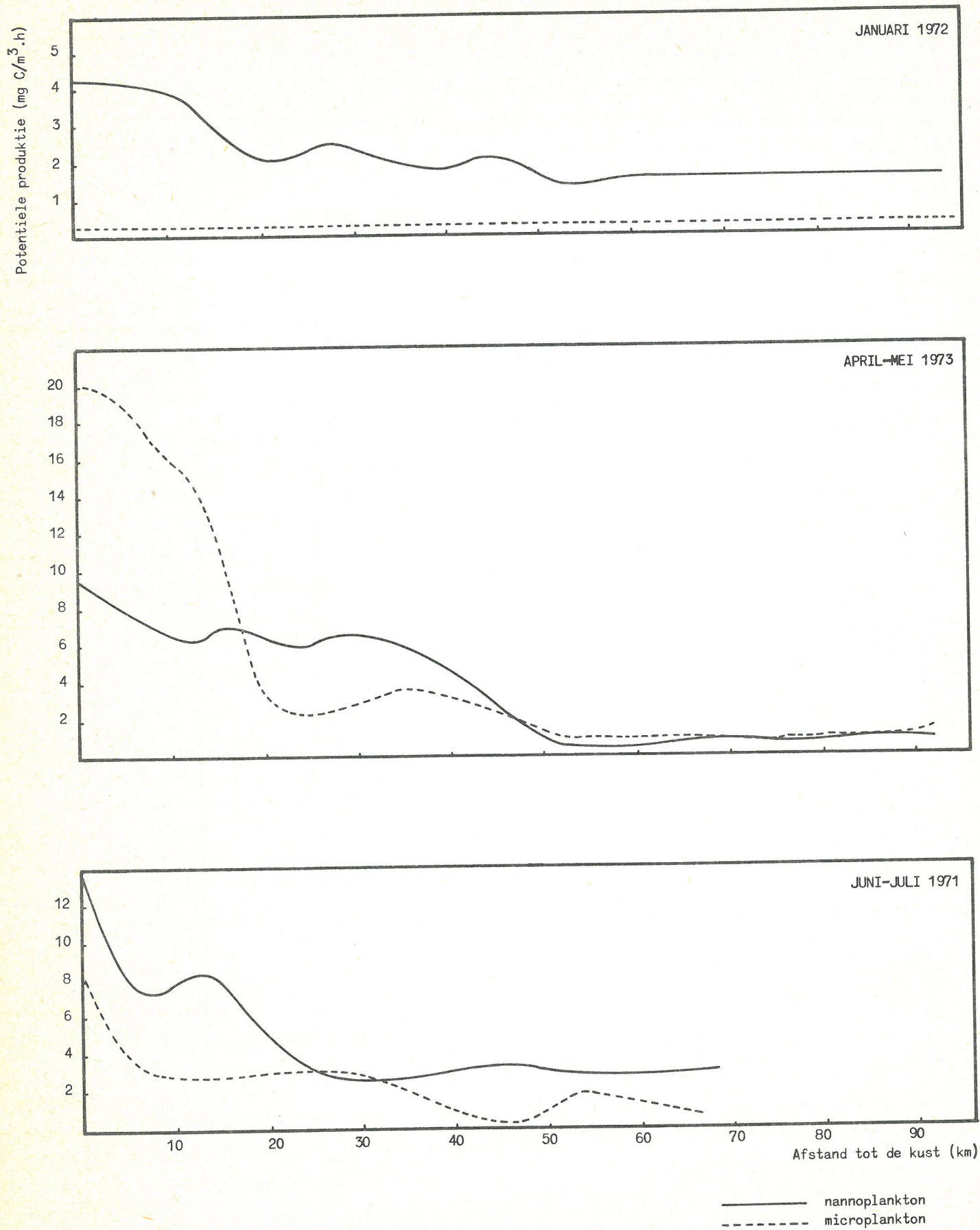


fig. 10.

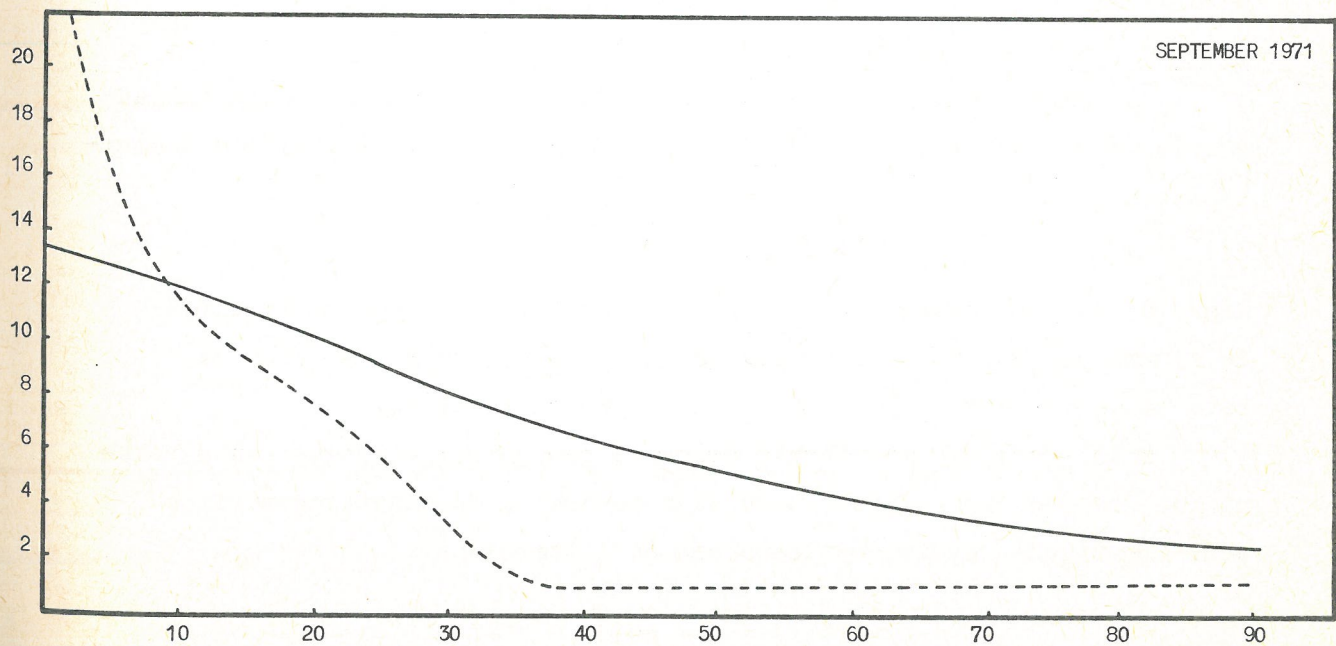
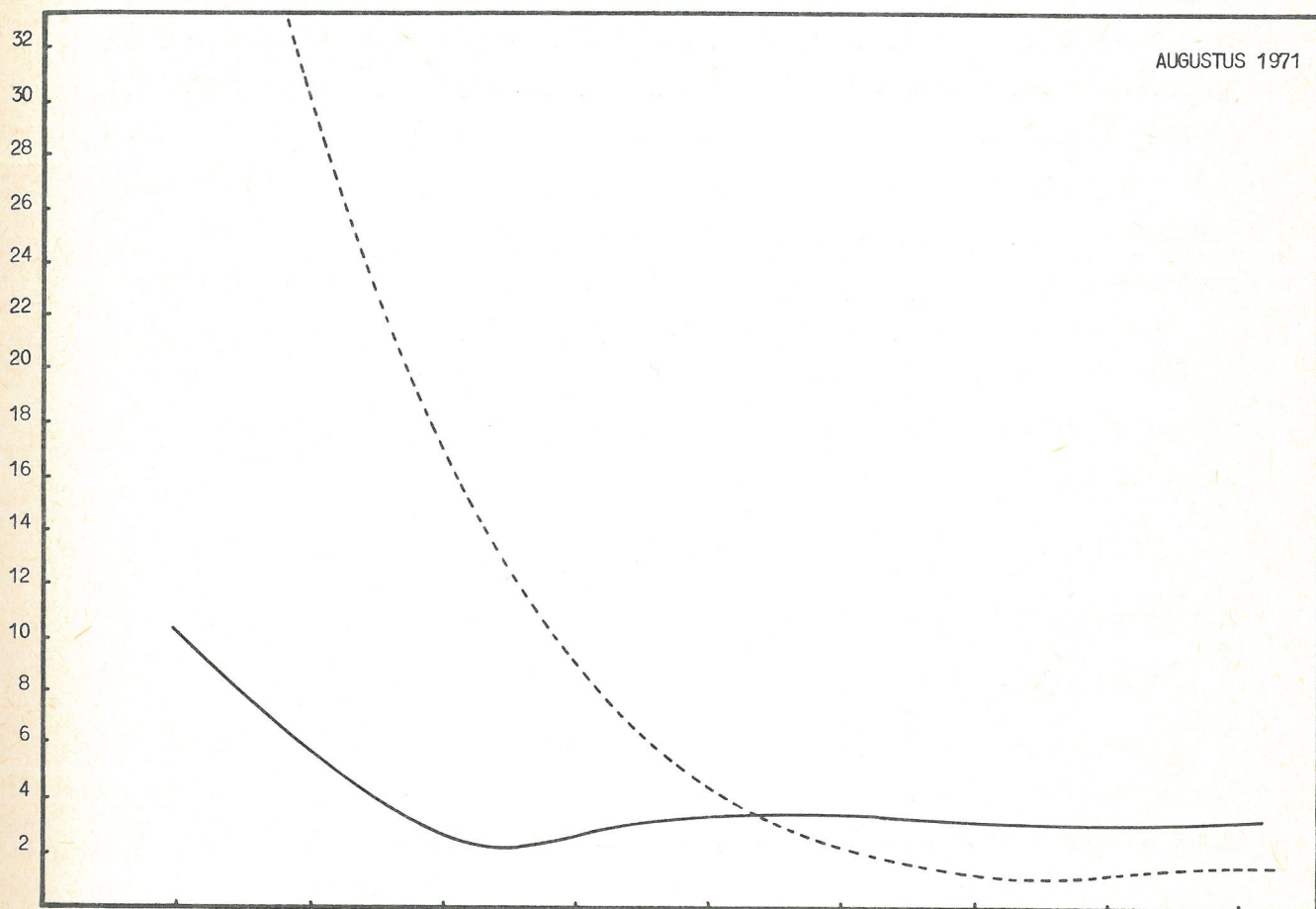
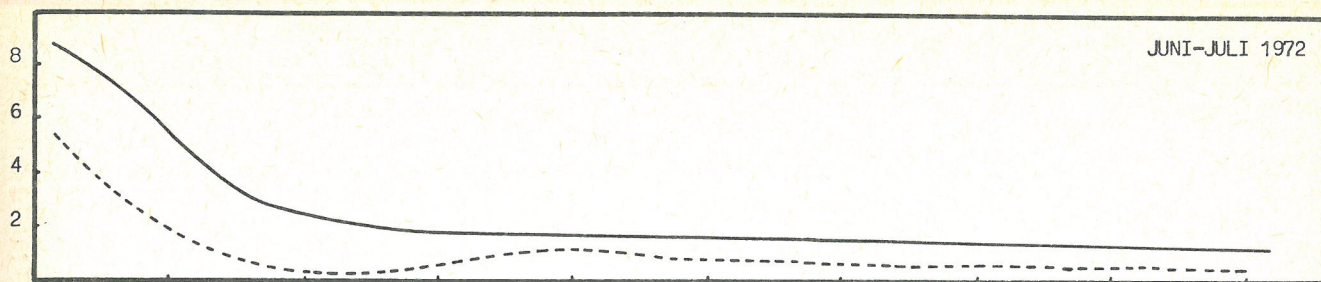


fig. 11.

Samengevat kan men zeggen dat de potentiële aktiviteit en de amplitude der variaties langs de kust groter is dan in de open zee. De variaties van het nannoplankton zijn relatief zwakker langs de kust, de blooms in voor- en najaar worden voornamelijk bepaald door het microplankton.

De afname kust-open zee gaat samen met een vermindering aan nutriënten. Men kan dus een kustzone onderscheiden (zone 1) en een zone in open zee (zone 2), die op ongeveer 40 km uit de kust begint.

Verder merkt men, voornamelijk gedurende het begin van de voorjaarsbloom, een verschil tussen de zone 1 Noord en 1 Zuid, die van elkaar gescheiden zijn door een gebied dat minder rijk aan marien fytoplankton is ter hoogte van de estuaria.

3.- Berekening der fluxen bij het fytoplankton

3.1.- Inleiding

Deze paragraaf behandelt de fluxen van de materie die doorheen het fytoplankton vloeien in natuurlijke omstandigheden (in tegenstelling met de fluxen van de potentiële produktie). Ze zijn uitgedrukt in mg C of $N/m^2.dag$. De integratie per eenheid van oppervlakte is het gevolg van de processen die tussenkomen bij de fotosynthese en de methode van berekeningen die wij toepassen.

De vergelijking voor de evolutie van de C (onafhankelijk van advectie, sedimentatie, predatie) is dezelfde voor alle biologische kompartimenten :

$$\frac{dB}{dt} = (k - r - e - m)B$$

waar B is de biomassa met kB , rB , eB en mB respectievelijk de fluxen van de bruto produktie, de ademhaling, de exkretie en de natuurlijke mortaliteit en k , r , e , m de funkties.

Enkel de flux kB (bruto primaire produktie) wordt op een direkte manier gemeten. De andere fluxen zijn gebaseerd op schattingen of op semi-empirische regels, ontleend aan de litteratuur.

Om een coherentie met al de andere parameters te verkrijgen moet :

- a) de flux kB op een jaarlijkse basis in evenwicht zijn met de som van alle ademhalingsfluxen (zie balans),
- b) de residuële flux $(k - r - e - m)B$ overeenkomen met de geobserveerde variaties der biomassa (rekening houdend met advectie, sedimentatie, predatie).

3.2.- Bruto primaire produktie

Sinds de *in situ* proefnemingen in 1972 en 1973 begonnen zijn, werden de parameters voor de relatie fotosynthese/licht (figuur 12) bepaald voor het fytoplankton van de Z. Baai. Dit heeft ons toegelaten een relatief gesofistikeerd analytisch model in routine te gebruiken

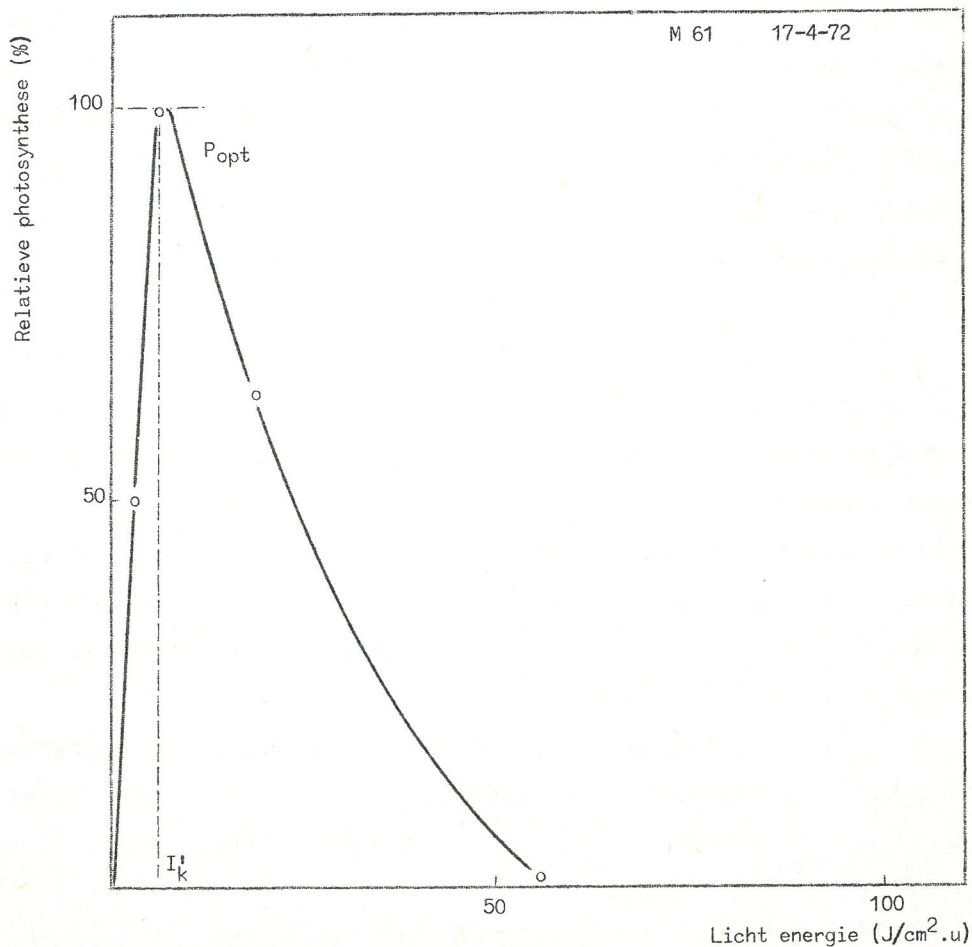


fig. 12.

[Vollenweider (1965)]. Het rapport 1975/BIOL. Synth. 01 verklaart de gevolgde werkwijze. De volgende relaties worden gebruikt :

a) integratie over de diepte : $\text{mg C/m}^2 \cdot \text{u}$

$$p = \frac{p_{\text{opt}}}{\eta} \times \frac{R}{[1 + (\frac{R}{2,6})^2]^{\frac{1}{2}}}$$

$$= \frac{p_{\text{opt}}}{\eta} \times F_t ,$$

waar

$$R = \frac{I'_{0t}}{I'_k}$$

(I'_{0t} : bestraling der oppervlakte op tijd t , I'_k : bestraling aan de grens der verzadiging) en η is de verticale extinctiecoëfficiënt in de golflengte 400 - 700 nm .

De faktor F_t is een hyperbolische funktie van R en bereikt een maximum voor $R \geq 5$. Er treedt dus verzakiging op van de fotosynthetische capaciteit van de waterkolom als de oppervlaktebestraling 5 maal het niveau van de specifieke verzadiging bereikt heeft.

b) integratie gedurende een dag

Dit gebeurt door de som te maken der uur-produkties :

$$P = \frac{p_{\text{opt}}}{\eta} \times \Sigma F_t$$

waar F_t een funktie is van de tijd (bevat I'_{0t}).

Men veronderstelt dat p_{opt} , η en I'_k niet of weinig veranderen gedurende de dag.

In figuur 13 wordt de jaarlijkse evolutie van ΣF_t weergegeven in funktie van de dagelijkse bestraling. Deze grafiek kan gebruikt worden om, indien p_{opt} en η bekend zijn, een vlugge schatting te maken van de bruto produktie.

Bij de veranderingen van de doorzichtbaarheid, die waargenomen worden langsheen transecten die loodrecht op de kust staan, merkt men dat p_{opt} en η op dezelfde wijze veranderen (fig. 13 en 14) zodat de verhouding $\frac{p_{\text{opt}}}{\eta} \approx \text{konstant}$.

Hieruit volgt dat de dagelijkse bruto produktie in de ganse onderzochte zone van dezelfde grootte-orde is.

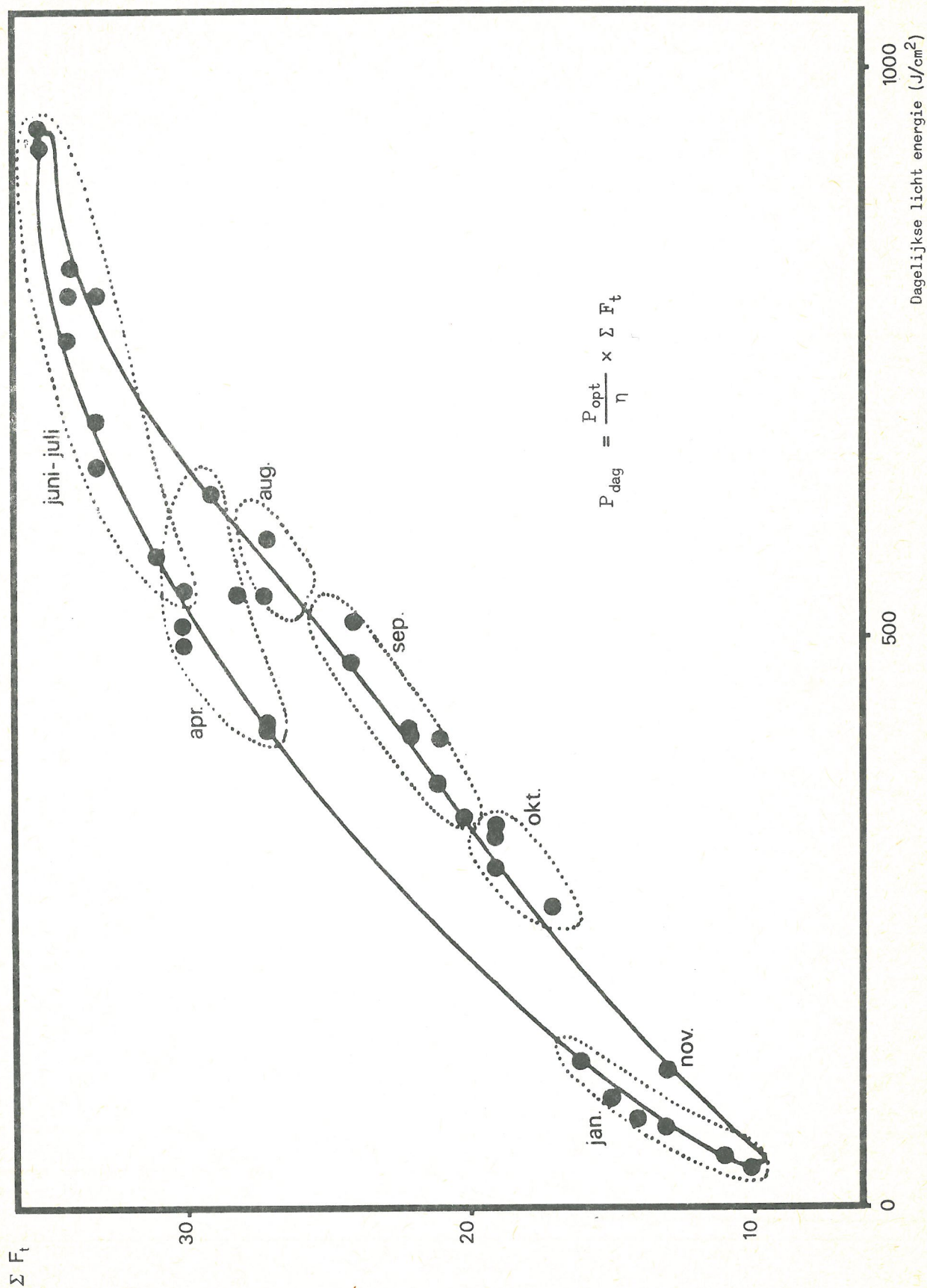


fig. 13.

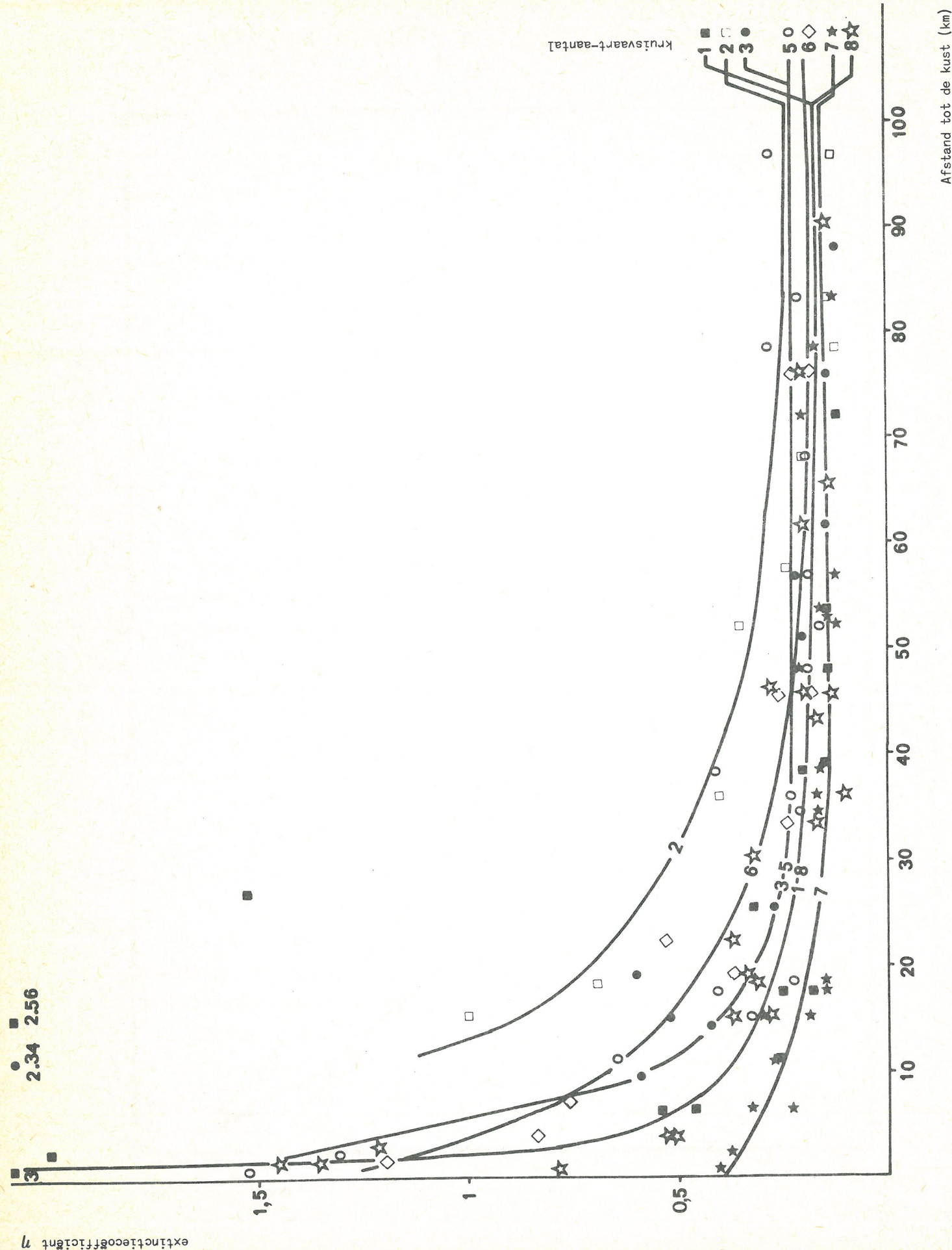


fig. 14.

In de band langs de kust varieert η gemiddeld tussen 1,5 en 2 (eufotische laag van 2 tot 3 meter). In de zone 1 S varieert η tussen 0,5 en 1 (eufotische laag 4,5 en 9 m diep) en in de zone 1 N en 2 varieert η van 0,2 tot 0,75 (eufotische zone 6 tot 23 m) (figuur 15).

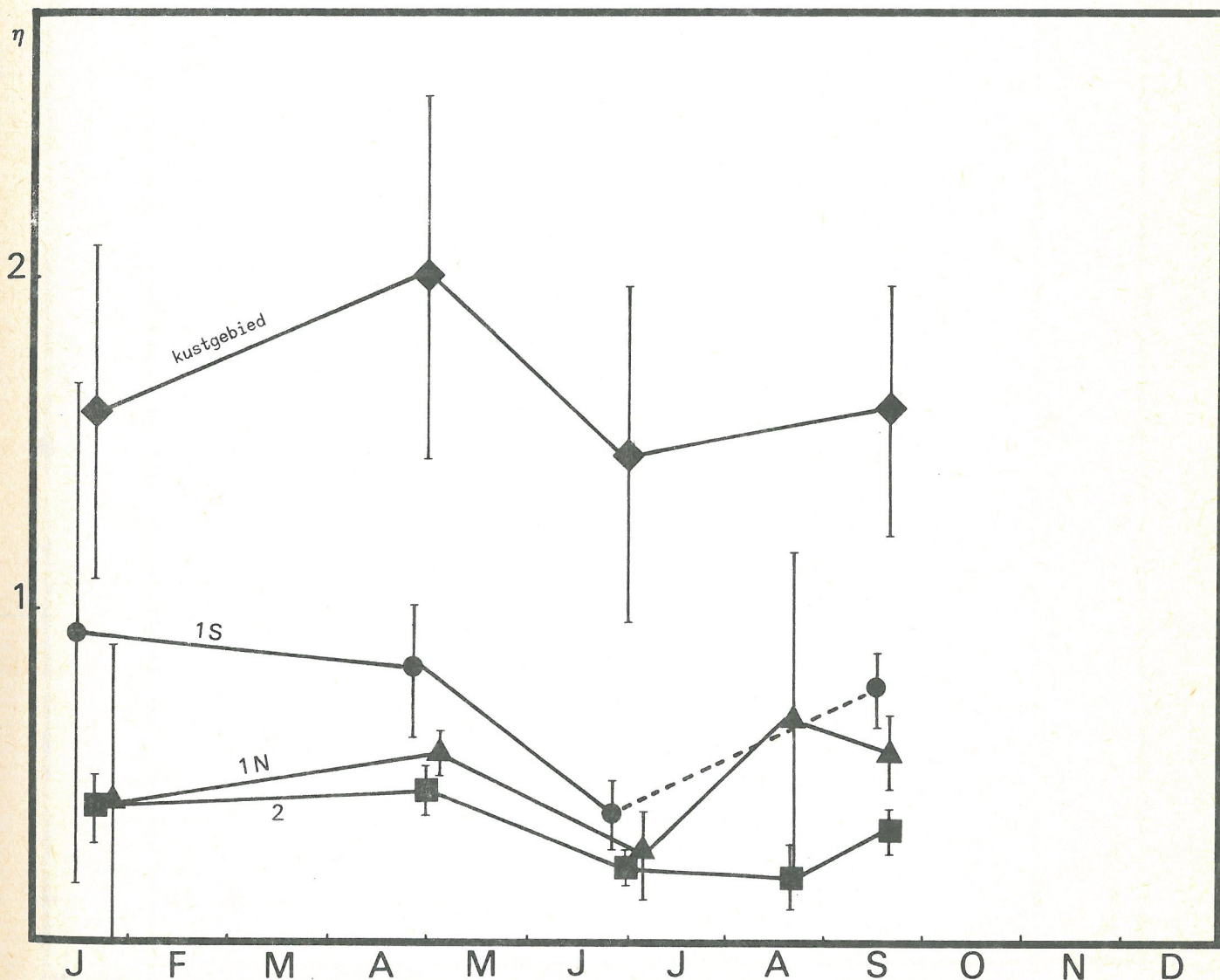


fig. 15.

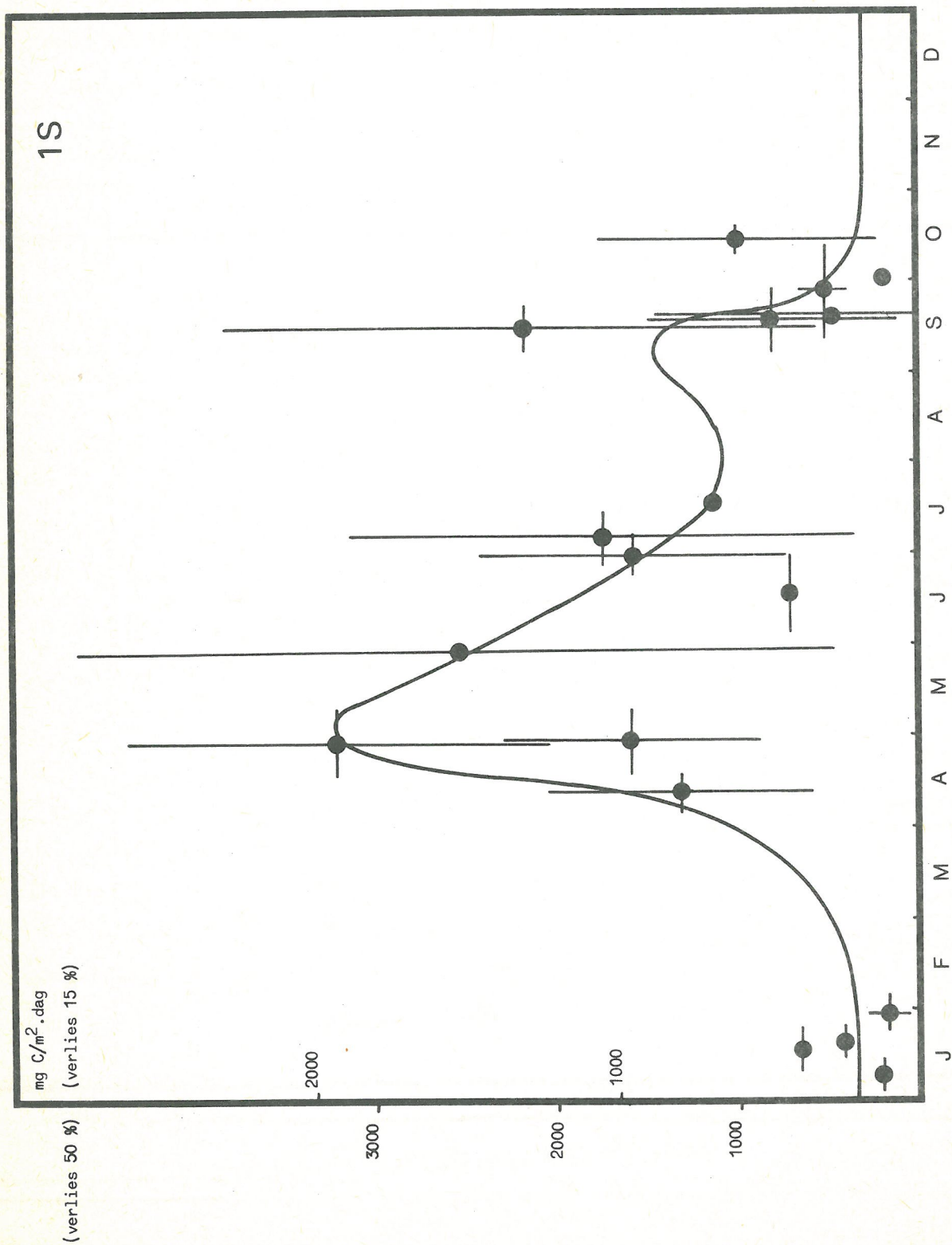


fig. 16.

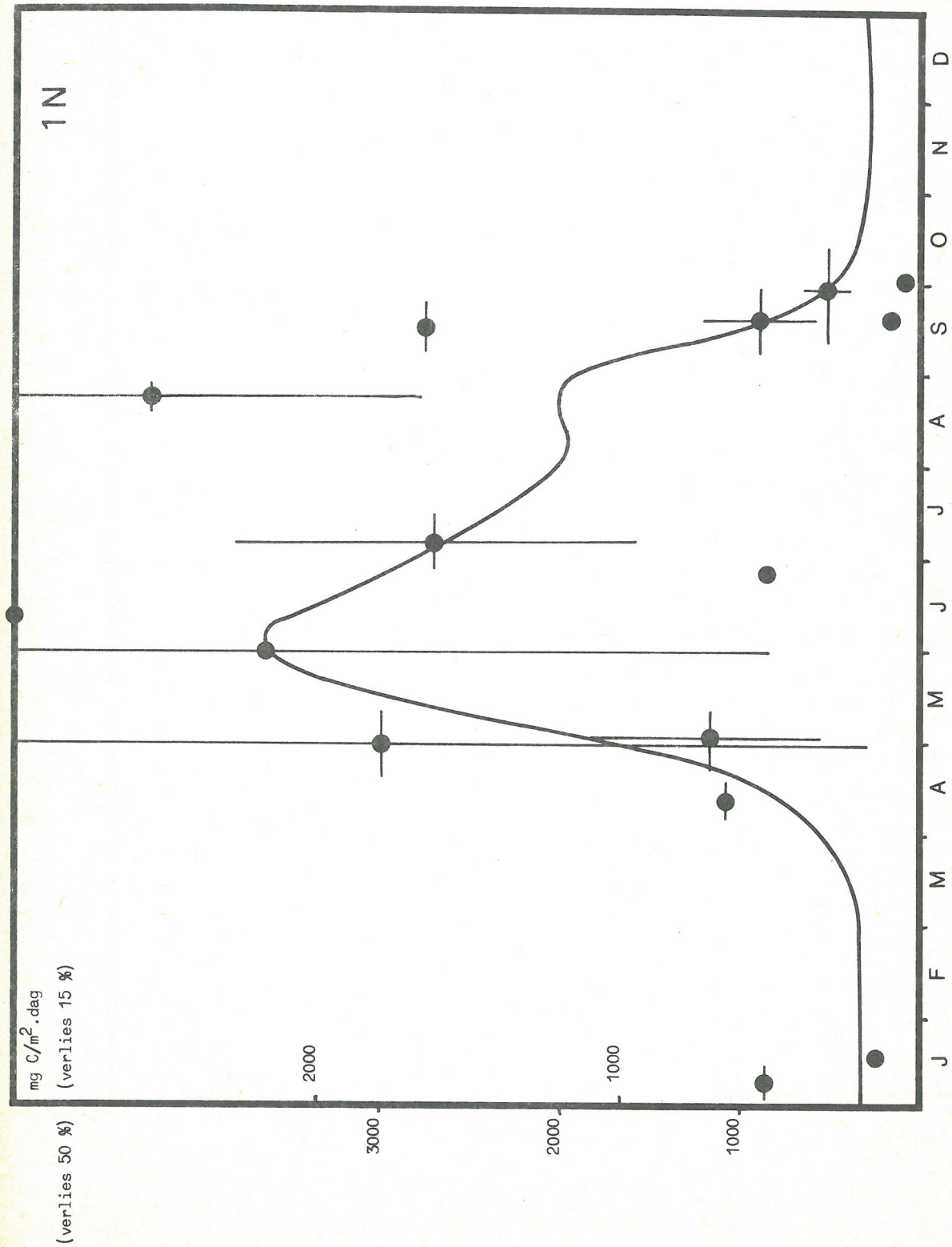


fig. 17.

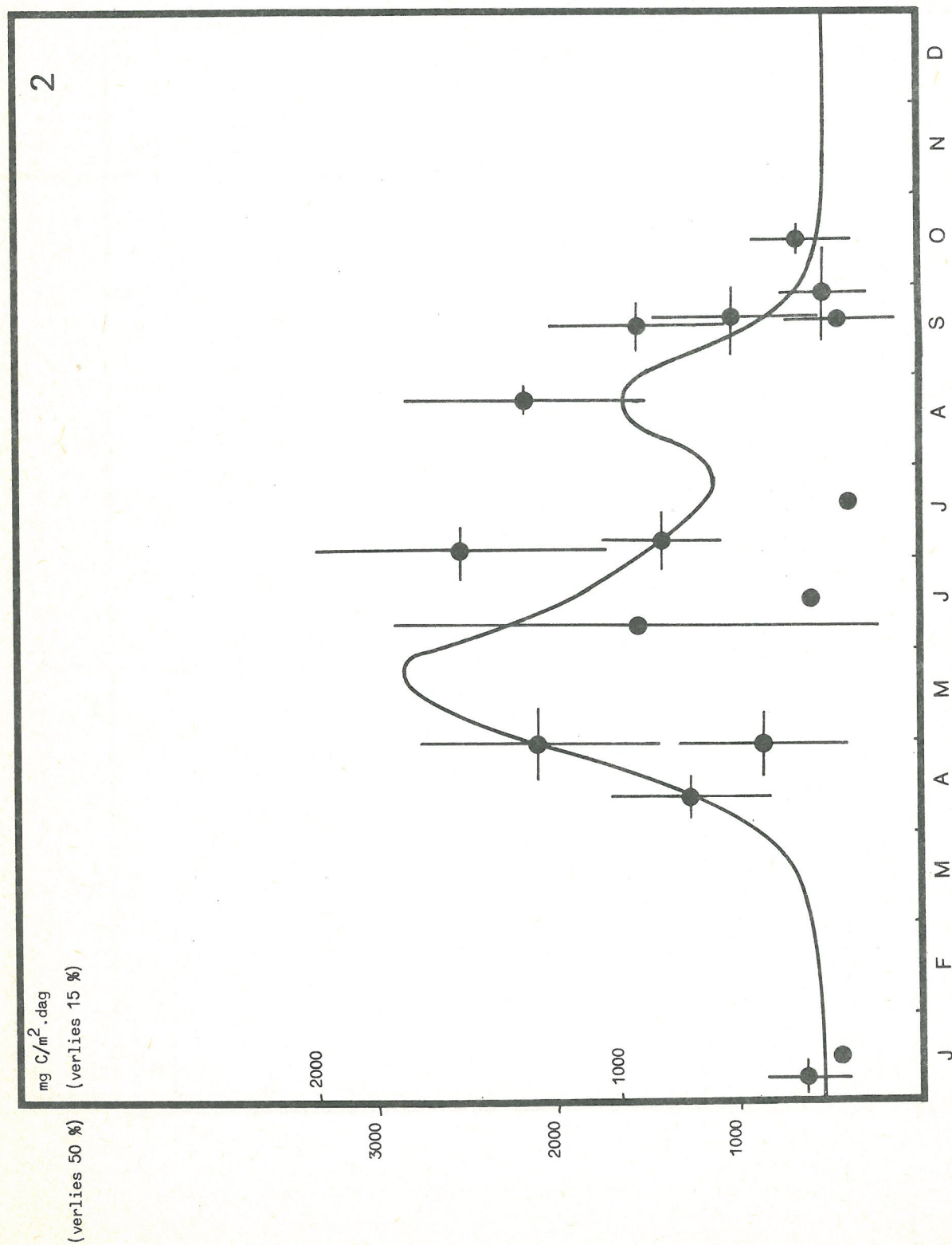


fig. 18.

De combinatie van deze resultaten met de gegevens van p_{opt} en ΣF_t geven de seizoenvariatiën weer van de bruto primaire produktie in het onderzochte deel van de Noordzee.

c) jaarlijkse waarden der bruto produktie in de Z. baai

De gegevens zijn bekomen voor de bruto produktie door de berekeningen te maken volgens het model van Vollenweider voor ieder experimenteel station.

Er worden twee schalen voorgesteld : ze komen overeen met twee verschillende hypothesen wat betreft het verlies bij de filtratie (excretie en celinhoud) (respektievelijk 15 % en 50 %). De grootteorde der dagelijkse produktie varieert van 100 - 170 tot 2.000 - 3.400 mg C/m².dag .

De jaarlijkse grafieken (fig. 16, 17 en 18) die zijn opgesteld voor elke zone zijn zo gemaakt dat ze zo goed mogelijk door ieder punt, steeds het gemiddelde van een ganse kruisvaart voorstellende, verlopen.

Men heeft meer belang gehecht aan deze kruisvaarten waarvan de resultaten het minst verspreid zijn.

De integratie over een gans jaar geeft als waarden :

zone 1 S : 220 tot 374 g C/m².jaar
zone 1 N : 256 tot 435 g C/m².jaar
zone 2 : 232 tot 394 g C/m².jaar .

Deze waarden zijn, samen met deze van Gieskes en Kraay (1975) de eerste volledige gegevens voor deze regio in de Noordzee. Ze komen mooi overeen maar, in vergelijking met de andere gebieden in de Noordzee zijn deze resultaten zeer hoog en getuigen van een sterke biologische activiteit.

3.3.- Ademhaling, netto primaire produktie en opname van stikstof

De verhouding $\frac{\text{eufotische zone}}{\text{gemengde zone}}$ is overal klein.

kuststreek : 0,20 tot 0,30
zone 1 S : 0,30 tot 0,60
zone 1 N : 0,30 tot 1,15
zone 2 : 0,17 tot 0,65 .

De grotere doorzichtigheid die in zone 2 wordt waargenomen verhindert nochtans niet dat de eufotische zone niet veel meer dan 50 % van de gemengde zone (die de totale diepte bevat) uitmaakt.

De ademhaling van het fytoplankton dat zich in de niet-eufotische zone bevindt heeft een nadelige invloed op de dagelijkse produktie.

Een eenvoudige berekening toont aan dat, indien men zich aan de algemene opvatting houdt dat de ademhaling konstant 10 % uitmaakt van de optimale produktie ($\text{mg C/m}^3 \cdot \text{uur}$) [Steemann, Nielsen en Hansen (1959)], men een ademhaling/ $\text{m}^2 \cdot \text{dag}$ vindt die ongeveer gelijk is aan de bruto produktie en dat bijgevolg de netto produktie nul is. De variaties waargenomen voor de biomassa zouden dan uitsluitend te wijten zijn aan de advektie.

Aangezien deze hypothese onaanvaardbaar is, moet men een andere hypothese opbouwen.

Er zijn aanwijzingen dat de ademhaling van een gans ecosysteem gedurende de nacht sterk vermindert [Beyers (1965)] en dat ze gedurende de dag waarschijnlijk op een analoge manier toeneemt.

Het is mogelijk dat ditzelfde fenomeen zich gedurende de dag voordoeft langsheen een vertikaal profiel als een cel zich in een lichtgradiënt verplaatst. We denken dat deze ritmen te verklaren zijn door het bestaan van een diurne foto-respiratie. Dit mechanisme is slechts gedurende enkele jaren bekend. Het zetelt in de peroxisomen in plaats van in de mitochondria, en het substraat is een glycolzuur. In het licht en in aanwezigheid van zuurstof kan de ademhaling verdubbelen of verdriedubbelen [Poskuta (1968)]. De ademhaling gedurende 24 u is dus slechts een deel van de bruto produktie. Deze fraktie ligt tussen de 25 % (deze waarde wordt aangenomen voor het geval de eufotische zone overeenkomt met de gemengde zone) en 100 %.

We stellen voor voorlopig de waarde 50 % te gebruiken. De netto produktie in de verschillende zones is dan :

zone 1 S :	110	tot	187	$\text{g C/m}^2 \cdot \text{jaar}$
zone 1 N :	128	tot	217	$\text{g C/m}^2 \cdot \text{jaar}$
zone 2 :	116	tot	197	$\text{g C/m}^2 \cdot \text{jaar}$

De hierbij behorende opname van stikstof (rekening houdend met een gemiddelde verhouding $\frac{C}{N}$ van 5,5) [gebaseerd op Banse (1974) review] geeft ons

zone 1 S :	20	tot	34 g N/m ² .jaar
zone 1 N :	23	tot	39 g N/m ² .jaar
zone 2 :	21	tot	36 g N/m ² .jaar .

3.4.- Exkretie

Er moet een onderscheid gemaakt worden tussen de natuurlijke organische exkretie en de verliezen te wijten aan de filtratie.

In de literatuur wordt dit verschil niet teruggevonden. Door ons is een nieuwe methode uitgewerkt die moet toelaten deze flux dadelijk te meten, maar deze methode is nog niet in routine kunnen toegepast worden. We gebruiken dan ook voorlopig nog het algemeen aanvaarde cijfer van 15 % van de bruto produktie :

zone 1 S :	33	tot	56 g C/m ² .jaar
zone 1 N :	38	tot	65 g C/m ² .jaar
zone 2 :	35	tot	59 g C/m ² .jaar

of, uitgedrukt in stikstof :

zone 1 S :	6	tot	10 g N/m ² .jaar
zone 1 N :	7	tot	12 g N/m ² .jaar
zone 2 :	6	tot	11 g N/m ² .jaar .

3.5.- Gemiddelde waarden der kinetische konstanten en turnover tijd

Vertrekkende van de fluxen en de biomassa's kan tabel 3 opgesteld worden. Hier worden de gemiddelde waarden in uitgedrukt volgens de verschillende hypothesen : k (konstante der bruto assimilatie), r (konstante der respiratie), e (konstante van de exkretie) in de vergelijking $\frac{dB}{dt} = (k - r - e - \dots) B$ met $\Delta t = 1$ dag , alsmede de turnover tijd.

Men merkt dat de turnover tijden hier langer zijn dan in de Spuikom (zie verder). Dit is te verklaren door de verschillen in specifieke groeisnelheid en de verschillen die optreden in de verhouding $\frac{\text{eufotische zone}}{\text{gemengde zone}}$.

Tabel 3

B mg C/m ²	P mg C/m ² .dag	k dag ⁻¹	r	k - r	turnover tijd dagen [op (k - r) gebaseerd]	e	Zone
3,6	0,603	0,168	0,084	0,084	11,9	0,027	1S
	1,025	0,285	0,143	0,143	7,0	0,046	
2,3	0,701	0,305	0,153	0,153	6,5	0,073	1N
	1,192	0,518	0,259	0,259	3,8	0,124	
3,8	0,636	0,167	0,084	0,084	11,9	0,048	2
	1,079	0,284	0,142	0,142	7,0	0,082	
3,2	0,873	0,270	0,135	0,135	7,4	0,058	gemiddelde der 3 zones

Het rendement in de drie zones der Z. Baai is verschillend :

$$\begin{aligned}
 k \text{ gemiddeld} &= 0,22 \text{ in de zone 1 S} \\
 &= 0,41 \text{ in de zone 1 N} \\
 &= 0,22 \text{ in de zone 2 .}
 \end{aligned}$$

De zone 1 N is verschillend van de twee andere zones. Het hoger rendement is mogelijk te wijten aan de toevoer van nutriënten langs de estuaria van de Rijn.

Als men de efficiëntie gedurende een jaar volgt, merkt men een sterke verhoging (3 x) gedurende de meest lichtsterke periode van het jaar. Deze verhoging gaat niet gepaard met een verhoging van de biomassa, wat wijst op een *out-flux* (natuurlijke mortaliteit, of, waarschijnlijk *grazing*). De gegevens over *grazing* versterken deze opvatting.

3.6.- Coherentie-testen bij de observaties gedurende de voorjaarsbloom

Van begin april tot begin mei (zie de jaarlijkse krommen van de biomassa en de produktie) gebeurt er een sterke verhoging van de biomassa en, hiermee gepaard, van de produktie (tabel 4).

Het is gelijk welke index voor de biomassa gebruikt wordt (chlorofyl a of proteïne-stikstof), de verhoging is van dezelfde grootteorde (3 tot 5 x) in één maand en in de drie zones.

Tabel 4

Zone	Datum	Biomassa					Bruto produktie	
		(Chl. a x 45)		(N x 5,5)		\bar{C}	\bar{P}	\bar{P}
		Chl. a mg/m ²	= C mg C/m ²	N mg N/m ²	= C mg C/m ²		\bar{P} mg C/m ² .dag	
1S	1-4	75	3375	460	2530	3000	(600-1000)	(1300-2100)
	1-5	400	18000	2100	11550	15000	(2000-3200)	
1N	1-4	30	1350	260	1430	1400	(300-500)	(650-1000)
	1-5	95	4275	1000	5500	4900	(1000-1500)	
2	1-4	50	2250	260	1430	1850	(500-800)	(1000-1650)
	1-5	150	6750	1100	6050	6400	(1500-2500)	

De conversie tot C , gebruik makend van de faktor 45 voor het chlorofyl en 5,5 voor de stikstof, geeft, in zijn geheel genomen, koherente resultaten, zodat we een gemiddelde variatie voor de C hebben berekend vertrekkend van deze twee verschillende gegevens.

De netto produktie (= bruto - respiratie - exkretie) is geschat geworden voor dezelfde perioden (1 maand), zodat de volgende biomassa-toename te voorzien was.

zone 1 S : $\Delta B =$ van 13650 tot 22000 mg C/m²
 zone 1 N : $\Delta B =$ van 6810 tot 10500 mg C/m²
 zone 2 : $\Delta B =$ van 10500 tot 17310 mg C/m²

De waargenomen biomassa-toename bedraagt :

zone 1 S : $\Delta B =$ 12000 mg C/m²
 zone 1 N : $\Delta B =$ 3500 mg C/m²
 zone 2 : $\Delta B =$ 4550 mg C/m² .

Het is normaal dat de gevonden aangroei kleiner is dan de theoretisch berekende, aangezien er een mortaliteit voorkomt (natuurlijke of door *grazing*).

Het verlies berekend door het verschil te maken is :

zone 1 S : 12 % tot 45 %
zone 1 N : 49 % tot 67 %
zone 2 : 57 % tot 74 % .

Referenties

- BANSE, K., (1974). On the interpretation of data for the carbon-to-nitrogen ratio of phytoplankton, *Limnol. and Oceanog.*, 19, (4), 695-699.
- BEKLEMISCHEV, C.W., (1962). *Rappt. Proc. Verb. Cons. Perm. int. Expl. Mer*, 153, 108.
- CHUECAS, L. and RILEY, J.P., (1967). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 47, 543.
- COWEY, C.B. and CORNER, E.D.S., (1963). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 43, 495.
- EPPLEY, R.W. and SLOAN, R.P., (1965). Carbon balance experiments with marine phytoplankton, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 22, 1083-1097.
- GLOOSCHENKO, W.A., CURL, Jr., H., and SMALL, L.F., (1972). Diel periodicity of chlorophyll a concentration in Oregon Coastal waters, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 29, 1253-1259.
- JØRGENSEN, C.B., (1962). *Rapp. Cons. Expl. mer*, 153, 99.
- MOMMAERTS, J.P., (1973). The relative importance of nanno-plankton in the North Sea primary production, *Br. phycol. J.*, 8, 13-20.
- MOMMAERTS-BILLIET, F., MOMMAERTS, J.P. and DARO, M.H., (1974). Seasonal variation of phytoplankton populations and primary production in the Sluice Dock at Ostend (Belgium), *Br. phycol. J.*, 9, 297-305.
- MORRIS, I., GLOVER, H.E. and YENTSCH, C.S., (1974). *Mar. Biol.*, 27, n°1, 1.
- PODAMO Jo, (1973). in *Math. Modelsea (1973)*, Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for Exploration of the Sea, E 19.
- PODAMO Jo, (1974). Essai de bilan annuel du transfert de l'azote dans le Bassin de Chasse d'Ostende, I, Utilisation de l'azote par le phytoplankton et le phytobenthos, *Hydrobiol. Bull.*, 8 (1/2), 46-52.

- NIHOUL, J.C.J., RONDAY, F., (1974). C.I.P.S., Technical report, N34.
- RILEY, G.A., (1959). *Bull. Bingham oceanog. Coll.*, 17, 83.
- SMITH, E.L., (1936). Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide, *Proc. Nat. Acad. Science* (Washington), 22, 504.
- STEEMANN NIELSEN, E. and HANSEN, V.K., (1959). Measurements with the carbon-14 technique of rates of respiration in natural populations of phytoplankton, *Deep Sea Res.*, 5, 222-233.
- STRICKLAND, J.D.H., (1966). Measuring the production of marine phytoplankton, *Fish. Res. Bd. of Canada*, 122, 172.
- STRICKLAND, J.D.H. and PARSONS, T.R., (1968). A practical handbook of seawater analysis, *Fish. Res. Bd. Canada*, 167, 311.
- TALLING, J.F., (1957). The phytoplankton population as a compound photosynthetic system, *The New Phytologist*, 56, 133-149.
- VOLLENWEIDER, R.A., (1965). *Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements*, p. 425-457 in C.R. Goldman (ed.), *Primary productivity in aquatic environments*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18 suppl., University of California Press, Berkeley.

Hoofdstuk IV

Het kompartiment zooplankton en de hierdoor veroorzaakte flux

In het kader van een globale studie over de funktionering van het ecosysteem der Noordzee, moet de studie van het kompartiment zooplankton de volgende gegevens omvatten :

- de beschrijving der evolutie van zijn samenstelling en biomassa;
- de metingen of schattingen van haar aktiviteiten : de ingestie C , produktie P , ademhaling T en exkretie E ;
- de schatting van de weerslag die deze aktiviteiten hebben op de andere kompartimenten, t.t.z. de rol van het zooplankton in het eco-systeem.

1.- De biomassa van het zooplankton

De ruimtelijke verspreiding van het zooplankton werd voornamelijk van 1971 tot 1973 bestudeerd. Alle drie of vier maanden werden stalen genomen op de 25 punten van het netwerk. In 1974 en 1975 werd de evolutie in de tijd van de biomassa gevolgd op 5 punten van het netwerk en dit alle 14 dagen.

1.1.-

De voor de biomassa belangrijkste groepen (copepoda, Chaetognatha en Tunicata) werden tot op de soort bepaald (zie vol. 7). De copepoda, die 80 tot 90 % van de totale zooplankton biomassa uitmaken, worden

het ganse jaar teruggevonden en spelen een overheersende rol in de activiteiten van het zooplankton. De andere soorten worden of meer langs de kust (meroplanktonische soorten) of zeer onregelmatig teruggevonden.

De dominante soorten worden het ganse jaar teruggevonden (soms in kleine aantallen) en vertonen 1 (zelden 2) *blooms* per jaar (fig. 1 en 2). Iedere soort vertoont een eigen ontwikkelingstijd.

1.2.- Verspreiding in ruimte en tijd

Bepaalde soorten Copepoda komen in wolken voor en op bepaalde ogenblikken in het jaar.

De geografische verspreiding van deze wolken (fig. 3 en 4) valt vaak samen of overlapt de scheiding in de verschillende zones die ingevoerd werden op basis van de hydrodynamica, zodat deze zones ook bruikbaar zijn voor het zooplankton.

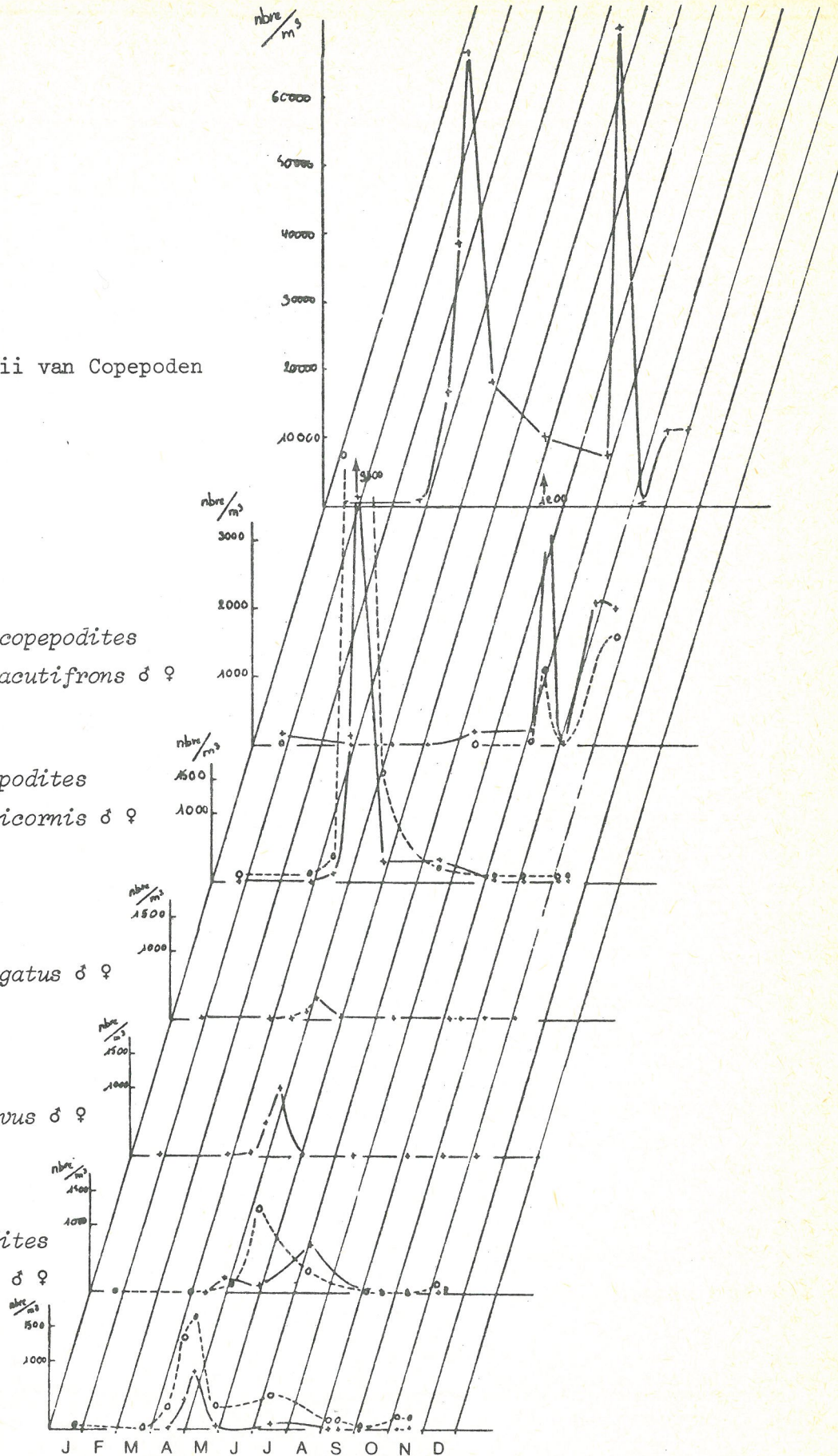
1.2.1.- Zone 1 S (fig. 5)

Het groot aantal waarnemingen voor 1974 laat ons toe een goed beeld te geven van de seizoenevolutie van de biomassa van het zooplankton. Het is de klassieke kurve met twee pieken : de lentebloei heeft haar maximum begin mei, de tweede piek in september. De maximale en minimale kurven der biomassa, met de variabiliteit der individuele biomassa, voor elke soort is hierbij berekend. Al de resultaten, met uitzondering van twee, die in de andere jaren bekomen zijn, vallen tussen de limieten berekend voor 1974.

De eerste piek is meestal samengesteld uit de soort *Temora longicornis* en in mindere mate uit de soorten *Acartia Clausi* en *Paracalanus parvus* (adulten en copepodieten, de nauplii zijn niet bepaald). De tweede piek bestaat voornamelijk uit *Euterpina acutifrons*.

Het aantal teruggevonden nauplii kan zeer hoog zijn.

De bijdrage kan gemiddeld 40 % van de biomassa zijn en meer dan 50 % in april en september.

$$\frac{\text{nbre}}{m^3}$$


Seizoen-evolutie in 1974 van de verschillende species en stadia van de copepoden bij het station M 55 (zone 1S)

Nauplii van copepoden

○—○ *Euterpina copepodites*

+—+ *Euterpina acutifrons*

○—○ *Temora copepodites*

+—+ *Temora longicornis* ♂ ♀

Pseudocalanus elongatus ♂ ♀

Paracalanus parvus ♂ ♀

○—○ *Centropages copepodites*

+—+ *Centropages hamatus*

○—○ *Acartia copepodites*

+—+ *Acartia clausi* ♂ ♀

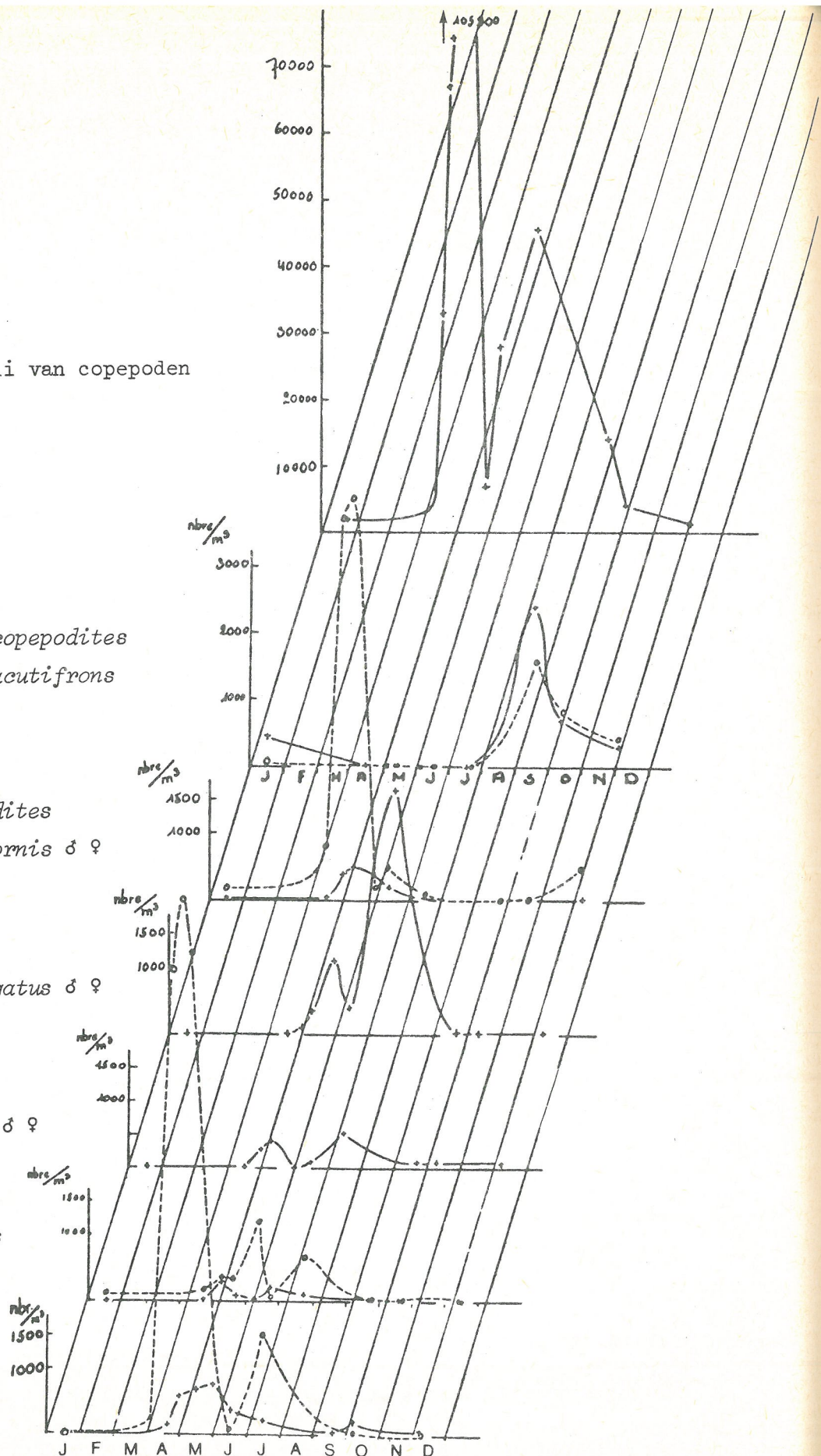


fig. 2.

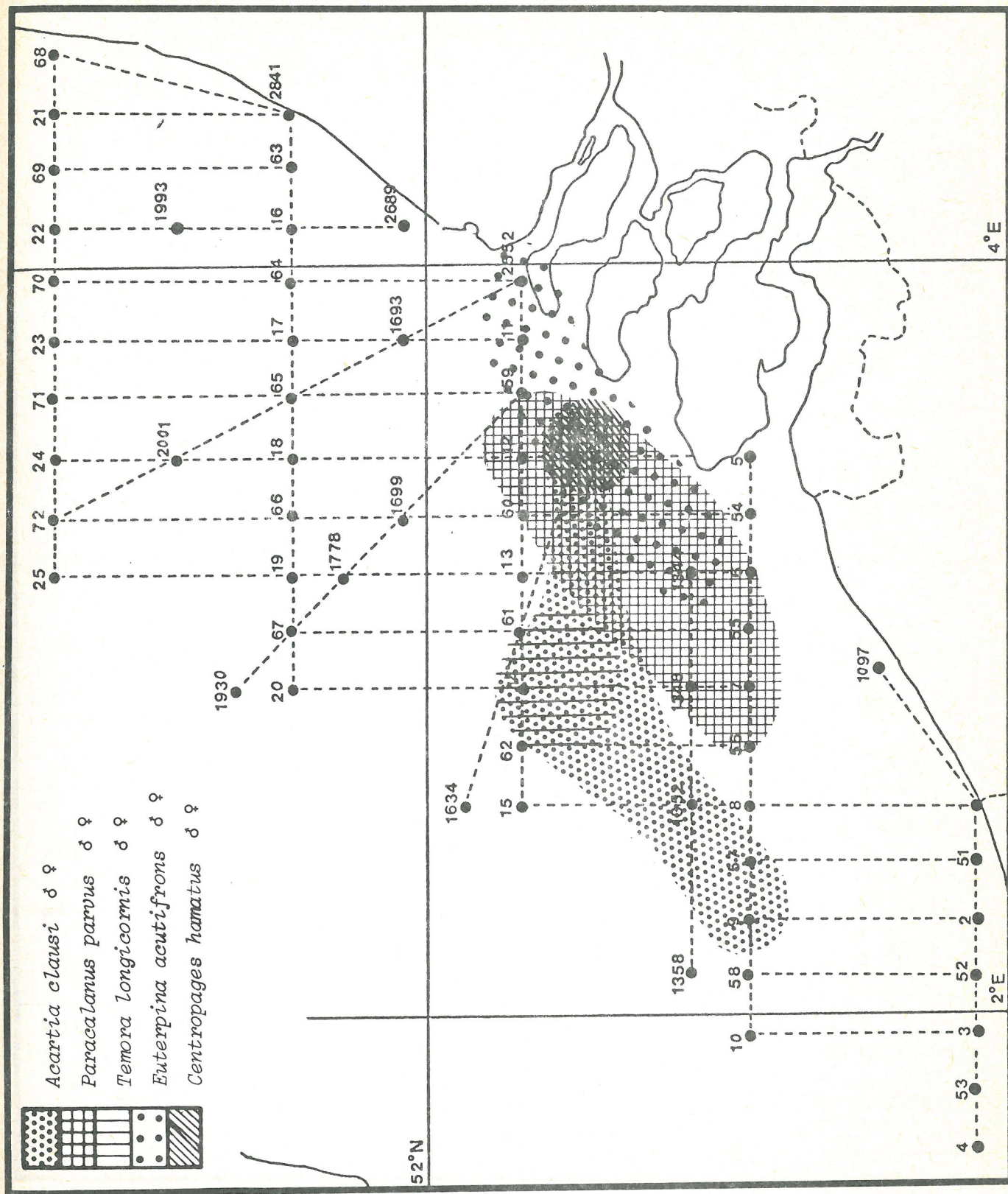


fig. 3.

Concentratie der copepoden
Kruisvaart september-oktober 1972

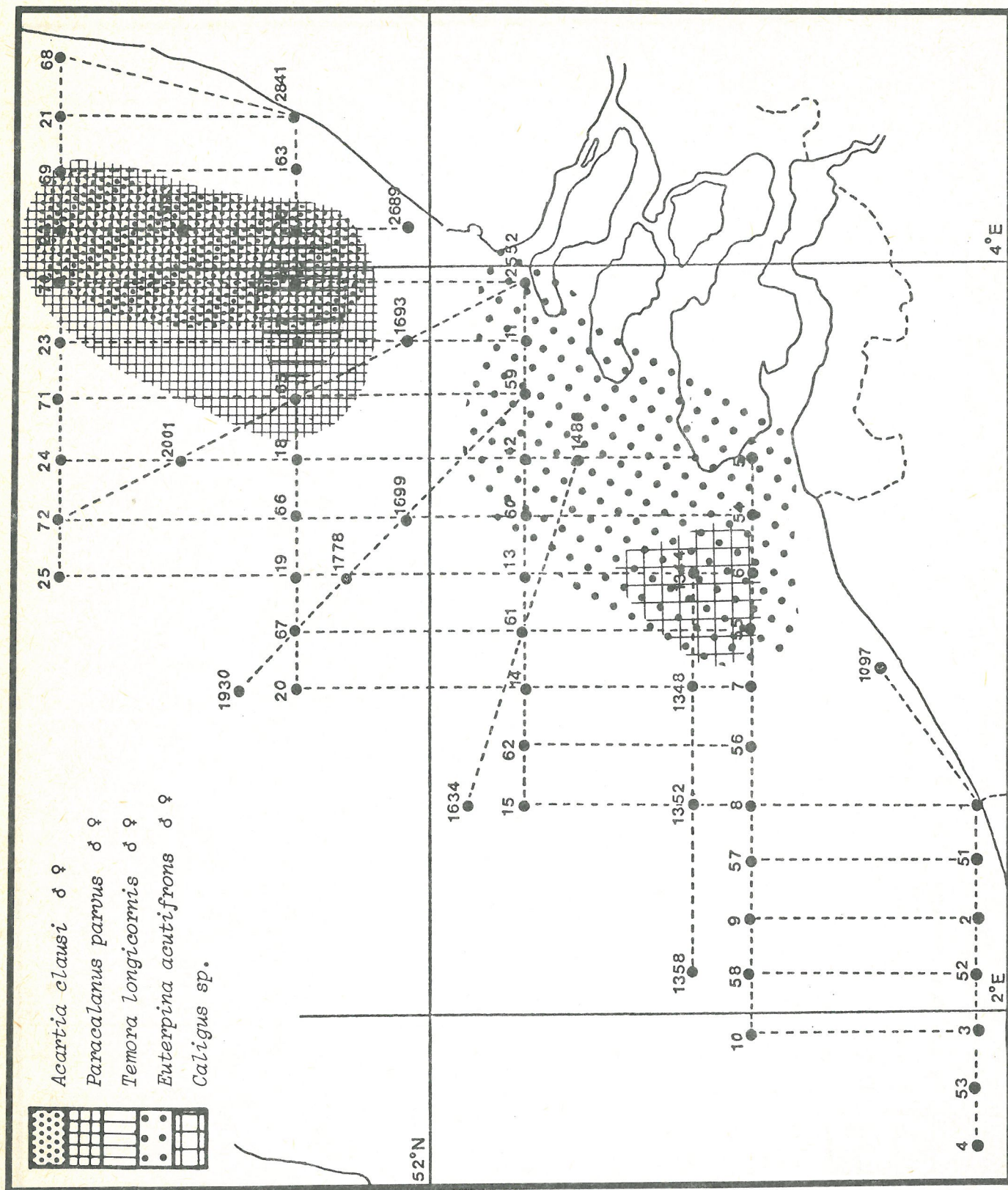


fig. 4.

Concentratie der copepoden
Kruisvaart september-oktober 1973

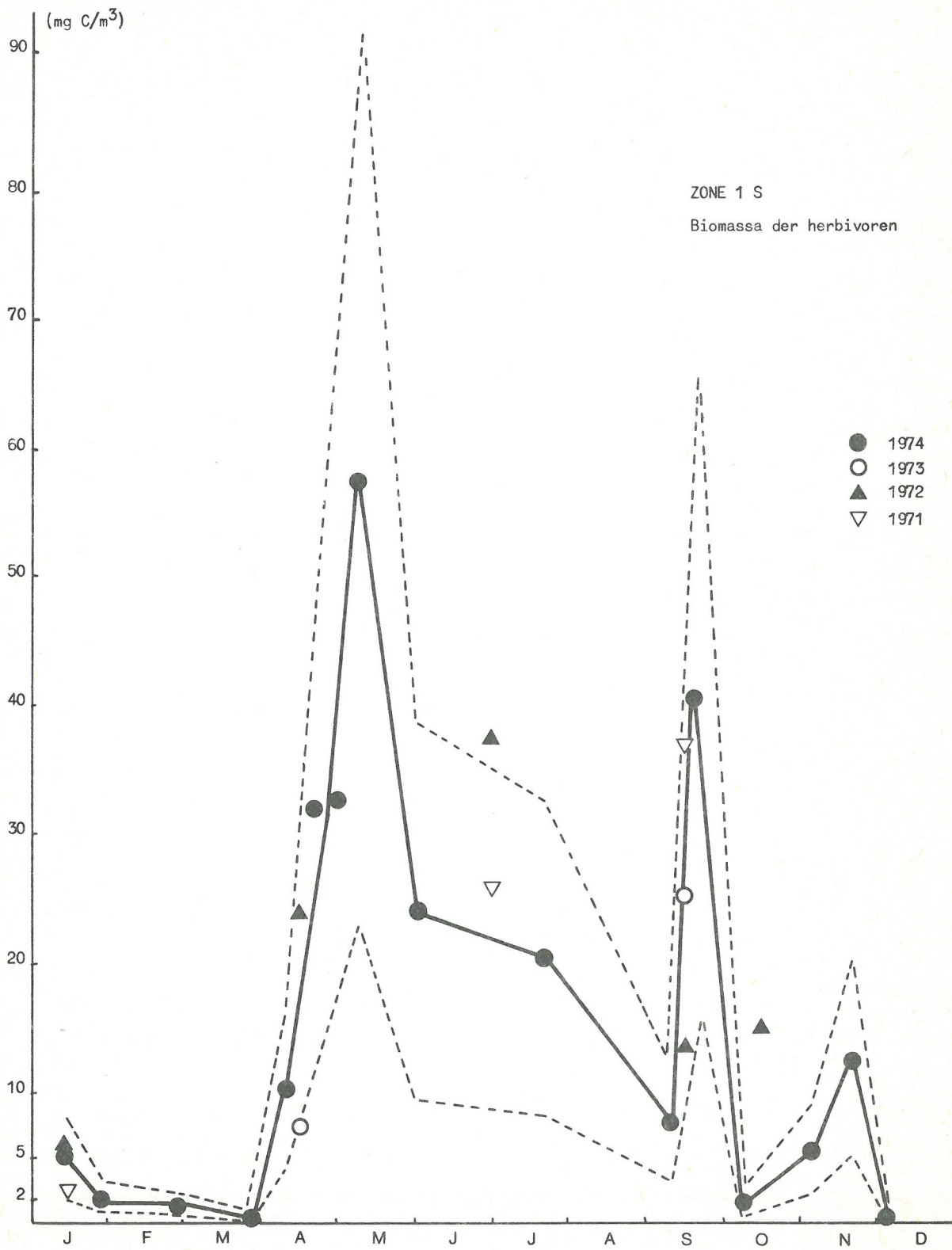


fig. 5.

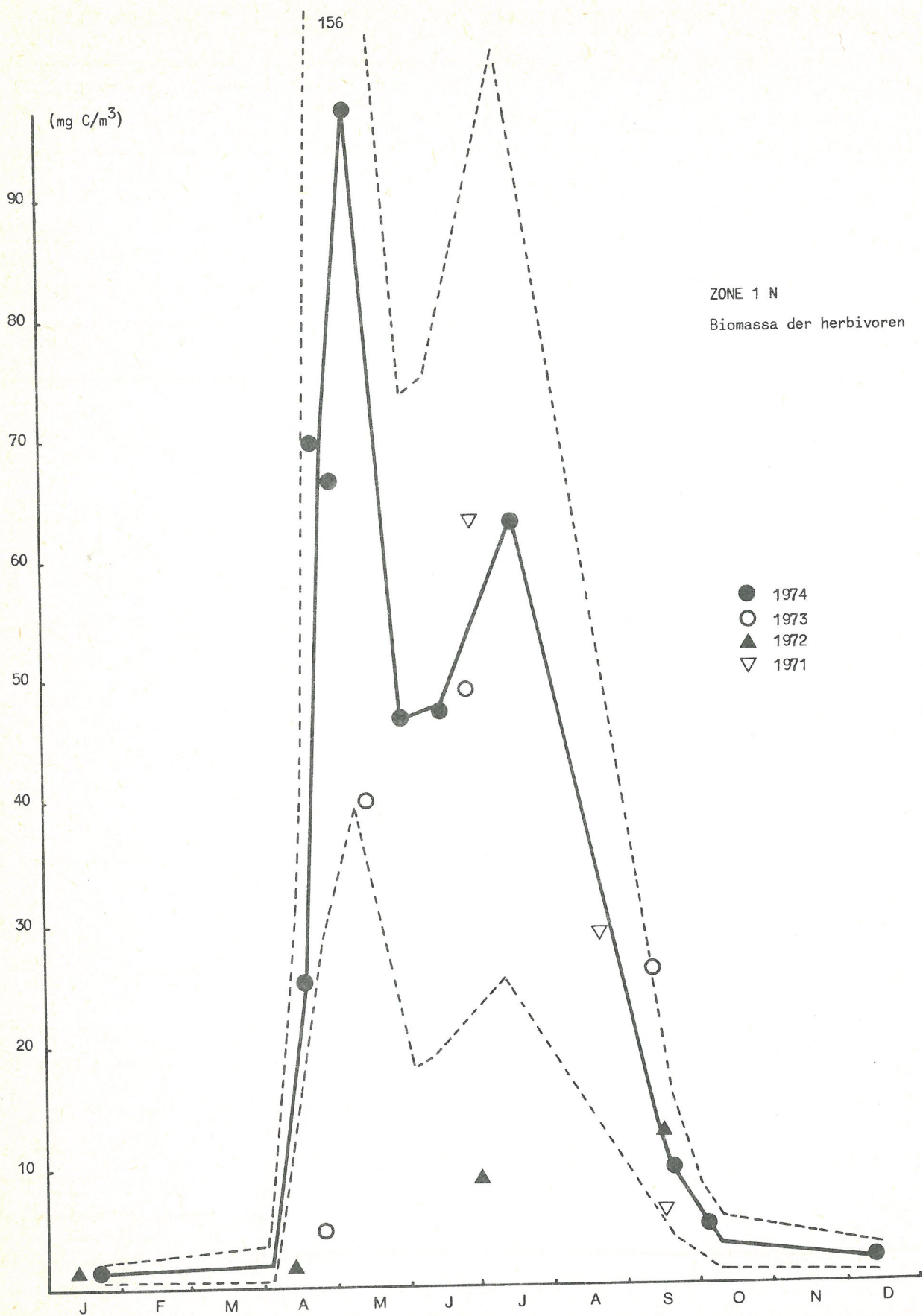


fig. 6.

2.2.- Zone 1 N (fig. 6)

De resultaten voor de zone 1 N zijn bekomen met de gegevens van punt M 16 in 1974. De resultaten der voorgaande jaren vallen tussen de berekende betrouwbaarheidslimieten. Twee belangrijke pieken, gescheiden door een kleine vermindering (begin mei en midden juli) zijn waargenomen. Er werd geen najaarspiek waargenomen, wat wel het geval was in de twee andere zones.

Evenals in de zone 1 S worden de verschillende ontwikkelingsstadia der Copepoda gelijktijdig waargenomen. De gevonden hoeveelheden in de zone 1 N zijn steeds groter dan in de andere zones. Dit zou onze hypothese bevestigen dat de estuaria broedkamers zouden zijn voor Copepoda [Math. Modelsea (1973)].

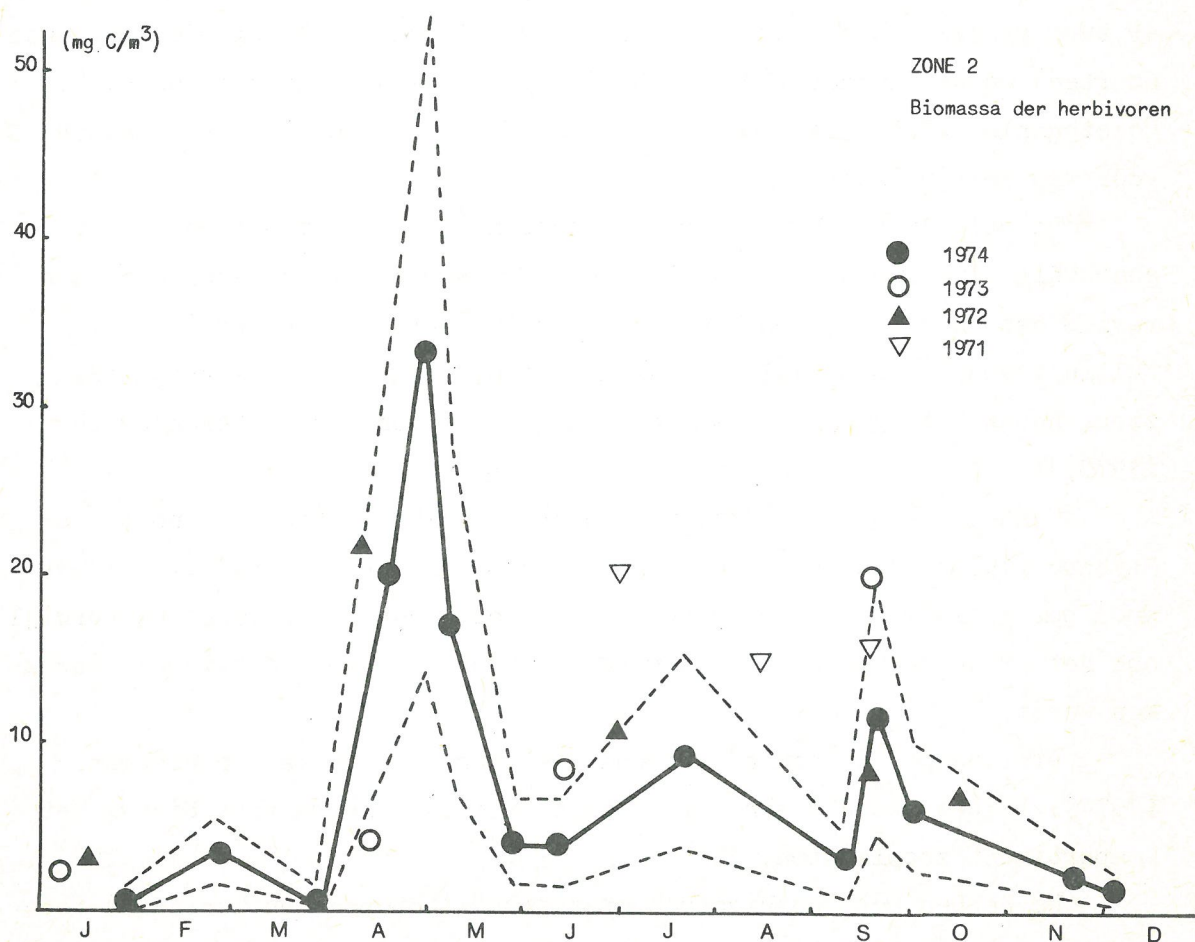


fig. 7.

1.2.3.- Zone 2 (fig. 7)

De weergegeven resultaten zijn de gemiddelde waarden van de stations M 09 en M 20. De bekomen resultaten der vorige jaren liggen iets hoger voor de piek in april-mei. De biomassa per m^3 is er iets kleiner, maar het zijn dezelfde soorten op dezelfde tijdstippen als in de andere zones.

Ook is het aandeel der nauplii in de totale biomassa kleiner dan in de kustzone : gemiddeld 30 , nooit meer dan 40 % . Dit zou er nogmaals op wijzen dat de vermenigvuldiging bij voorkeur in de kustzones gebeurt.

2.- De trofische niveau's in het zooplankton

Bij de dominante groepen Copepoda, Chaetognatha en Tunicata, worden er twee algemeen beschouwd als herbivoor : de copepoda (zie de dominante soorten) en de Tunicata (Oikopleura) die het ganse jaar voorkomen. De Chaetognatha worden beschouwd als carnivoren en komen in het plankton voor van mei-juni tot augustus.

De rol van het herbivoor zooplankton is dus dominant maar niet eenvoudig. Inderdaad, terwijl iedereen aanvaardt dat de Temoridae een regime hebben dat bij voorkeur fytofaag is [Marshall en Orr (1955); Mullin (1963); Frost (1972); Cushing (1968)], kunnen de Centropagidae zich, naast het fytoplankton, ook met zooplankton voeden [Arakyeovich (1970)].

Verder wordt in recente werken duidelijk aangetoond [Conover en Mayzaud (1975)] dat Copepoda zich zonder onderscheid kunnen voeden met dood particulier organisch materiaal of met levend fytoplankton, terwijl ook het principe van de selektiviteit van het voedsel in twijfel getrokken wordt.

Dit laatste is ook aangetoond geworden door Berman en Richman (1974). Er bestaat dus een ingewikkelde trofische structuur binnen het kompartiment zooplankton.

We hebben het "herbivoor zooplankton" (Copepoda en Tunicata) toch als een homogene groep, voornamelijk afhankelijk van het fytoplankton behandeld, omdat preciese gegevens over de kwaliteit en de kwantiteit van

het voedsel der verschillende soorten en verschillende stadia ontbreken. Het fytoplankton maakt trouwens het grootste deel uit van de organische partikels en de grootte is het best aangepast aan het filterapparaat van het zooplankton [Omori (1969); Berman en Richman (1974)].

De verschillende fluxen, veroorzaakt door de activiteiten van het zooplankton kunnen door de volgende vergelijking voorgesteld worden :

$$C = P + T + E + F$$

hier is C de ingestie of *grazing*, P de produktie der biomassa (groei plus eiproduktie), T de ademhaling, E de vloeibare exkretie, F de *faecal pellets*. De twee termen T en P zijn gemeten. De andere termen der vergelijking zijn berekend, 't zij vertrekkend van de bekomen waarden van T en P, 't zij ons baserend op literatuur-gegevens.

Een methode om de *grazing* ogenblikkelijk te bepalen door het meten van ingenomen fytoplankton dat gemerkt wordt met ^{14}C (met gebruik van natuurlijke fytoplankton populaties) is uitgewerkt, maar nog niet in routine kunnen gebruikt worden op het Noordzee-onderzoek¹. Hetzelfde gebeurt voor de exkretie.

2.1.- De ademhaling

2.1.1.- Meting van de ademhaling

Methode

De methode bestaat er in om het zuurstofverbruik te meten van een staal met geconcentreerd zooplankton gedurende korte inkubatieperioden. Deze beginnen zeer snel na de staalname om zo goed mogelijk de natuurlijke omstandigheden te benaderen (voeding, voortplanting, enz.), eerder dan het basaalmetabolisme in standaardomstandigheden.

Het zooplankton wordt geconcentreerd met een planktonnet (maaswijdte 300 μ) dat ongeveer gedurende 15 minuten gesleept wordt met een snelheid van 2 knopen. Het grootste deel der voorkomende Copepodieten en adulte Copepoden wordt hiermede weerhouden, nauplii niet. Ook de meeste andere soorten zooplankton worden verzameld.

1. Deze methode wordt voor het eerst in routine toegepast in de Flex '76 door Daro.

Uitgaande van dit staal wordt een suspensie zooplankton gemaakt in vers zeewater. De concentratie van het zooplankton is steeds kleiner dan 10 mg drooggewicht/l om invloeden van te hoge concentraties tegen te gaan.

Deze suspensie wordt dan, in het donker, in Winkler-flessen geïncubeerd bij temperaturen van het milieu.

Zuurstofverbruik wordt bepaald bij t.0 en na 3, 6, 9 en 18 uur. Een lineaire vermindering van de concentratie wordt de eerste uren waargenomen.

De zuurstofvermindering in een getuigefles zonder zooplankton wordt afgetrokken en de ademhaling van het zooplankton wordt herleid tot eenheid biomassa, na directe telling, meting of weging van het zooplankton.

Resultaten

De metingen van het zuurstofverbruik per eenheid van biomassa zijn omgerekend tot C verbruik door gebruik te maken van de ademhalingsquotiënt $\frac{\Delta(O_2)}{\Delta(CO_2)}$ gelijk zijn aan de eenheid.

Deze ademhalingscoëfficiënt komt overeen met deze ademhaling die gebeurt op gluciden, wat waarschijnlijk het geval is voor zich goed voedende herbivoren (lente en herfst).

Voor het karnivoor zooplankton of zich vervellend zooplankton (op reserve levend) gebeurt de ademhaling op ligiden of protiden en kan het ademhalingsquotiënt vallen tot 0,7. Het geheel der resultaten dat in het ganse net bekomen werd van 1973 tot 1975 (gemiddelde per kruisvaart en extreme waarden) is weergegeven in figuur 8 in functie van de tijd.

De sterkste ademhaling wordt waargenomen in mei, periode met intense voorplantingsaktiviteit.

Van midden oktober tot midden februari is de ademhaling integendeel zeer laag en komt hier waarschijnlijk overeen met het basaalmetabolisme der aanwezige organismen.

Er is statistisch geen significantief verschil te merken in de ademhaling van de verschillende zones. Dit is mogelijk te wijten aan het feit dat het aantal proeven per kruisvaart te klein was.

De resultaten weergegeven in fig. 8 zijn enkel afkomstig van copepodieten en adulten. In de gebruikte suspensie zooplankton kwamen geen nauplii voor. Aangezien deze laatste echter vaak de helft van de biomassa van het totale zooplankton uitmaken en aangezien hun metabolisme per eenheid van biomassa hoger is dan dit der adulten of der copepodieten, kan dit leiden tot een onderschatting van de ademhaling van het zooplankton.

De schatting van de ademhaling van de nauplii wordt daarom apart behandeld en wel op de volgende wijze.

De verhouding tussen het ademhalingsmetabolisme en het individueel gewicht wordt vaak voorgesteld door de functie

$$T = a w^b \quad \text{of} \quad \frac{T}{w} = a w^{b-1} .$$

Tabel 1 geeft enkele waarden weer voor de konstante b waargenomen in de literatuur.

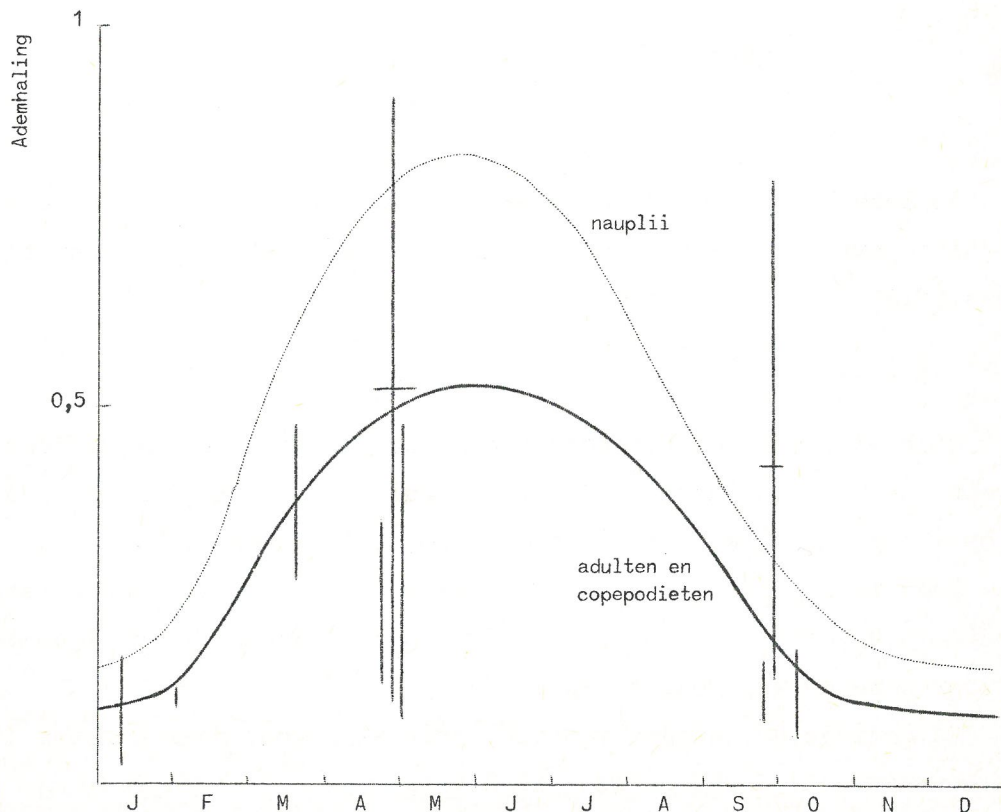


fig. 8.

Tabel 1

ϕ	Materiaal	Auteur
0,856	neritische Copepoden Kanaal en Atlantische Oceaan	Conover (1959)
0,706	Geheel zooplankton	Nival, Nival en Palazzoli (1972)
0,837	Acartia Clausi	Petipa et al., in Shushkina (1968)

Indien als waarde $0,3 \mu\text{g C}$ genomen wordt voor het gemiddeld gewicht van een nauplii en $3,55 \mu\text{g C}$ als gemiddeld gewicht van de adulten en copepodieten aanwezig in een staal genomen met een planktonnet met maaswijdte 300μ (berekend op basis van de soortensamenstelling van een aantal stalen) dan is de verhouding tussen de ademhaling van een nauplii en het totaal gemeten op de rest van de planktongemeenschap.

$$\frac{\frac{T}{w} \text{ nauplii}}{\frac{T}{w} \text{ copep + ad}} = \frac{0,3^{-2}}{3,55} \approx 1,6 .$$

Op deze basis kan de ademhaling der nauplii, waarvan de seizoen-variatiies parallel verlopen met de andere zooplanktonten, geschat worden (fig. 8).

2.1.2.- Totale ademhaling

Door enerzijds de biomassa van de nauplii en anderzijds deze van de rest van het zooplankton te vermenigvuldigen met de ademhaling, en dit op ieder ogenblik, verkrijgt men de totale ademhaling.

Deze is berekend geworden voor alle punten met wekelijkse staalname in 1974 voor zone 1 S (fig. 9) en voor de zone 2 (fig. 10). Enkel hiervoor bezaten wij genoeg gegevens.

De gemiddelde waarden voor het jaar zijn voor deze 2 zones :

zone 1 S : $37 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{jaar}$

zone 2 : $35 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{jaar}.$

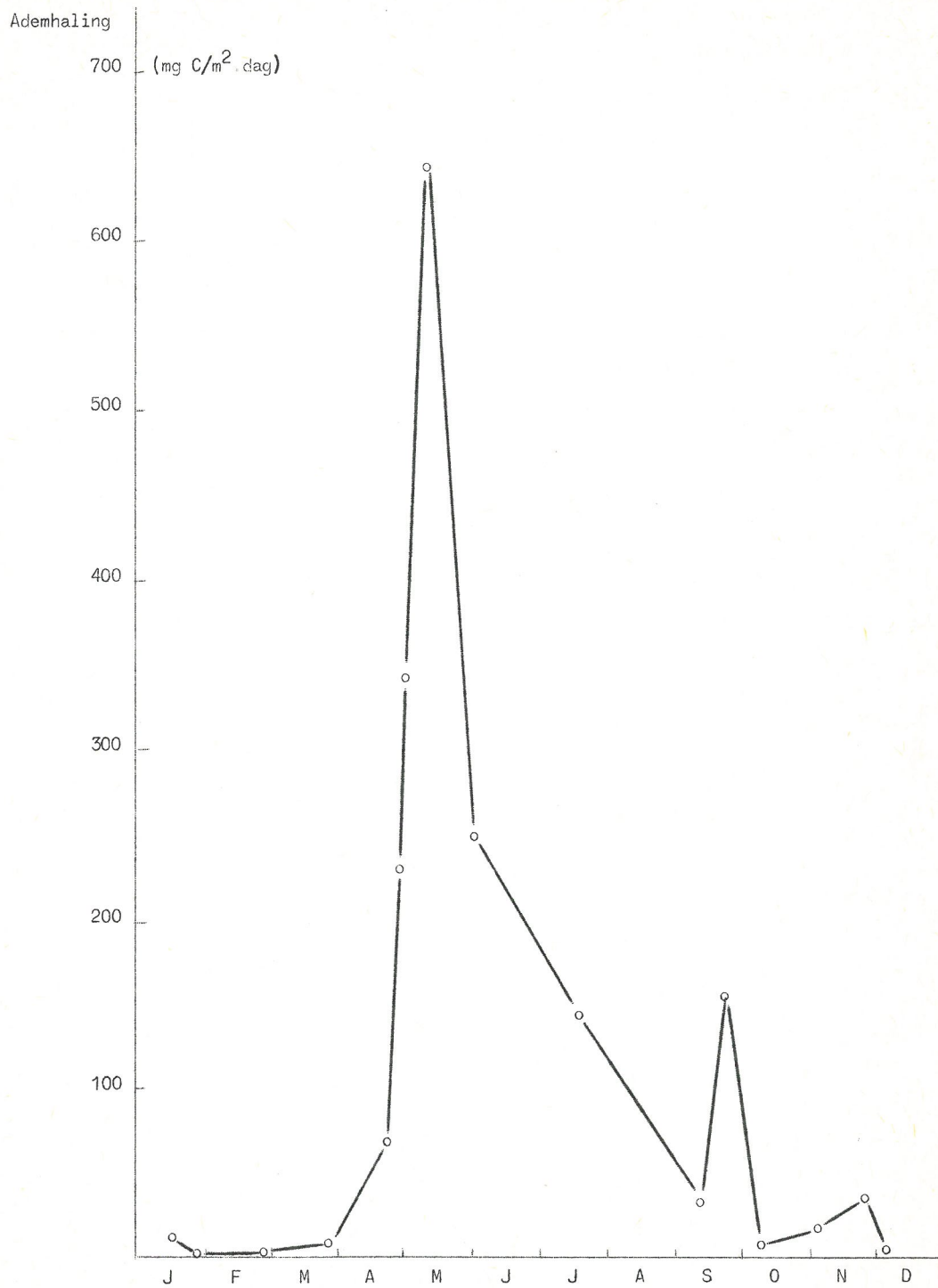


fig. 9.
Ademhaling
Zone 1S

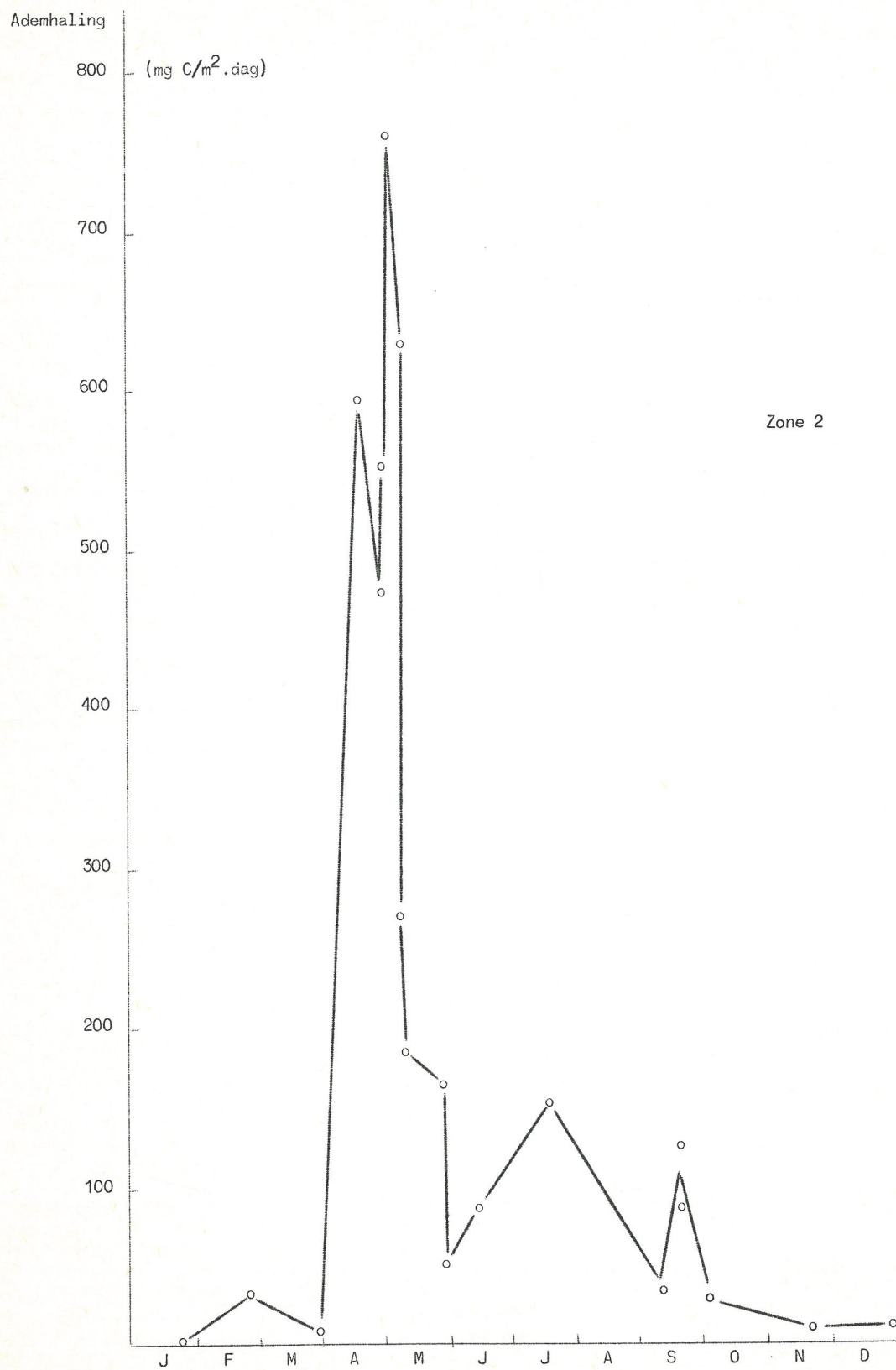


fig. 10.

2.2.- De produktie

2.2.1.- Schatting gebaseerd op de waargenomen ontwikkelingsstadia der Copepoda

De zich in de tijd snel opvolgende staalnamen in de lente 1974 hebben ons toegelaten de ontwikkelingssnelheid van de verschillende stadia der Copepoda te volgen in de voorjaarsbloom.

Op deze periode van het jaar bedroeg het nauplius en Copepodiet stadium tussen de 8 en de 16 dagen (fig. 11) met de bepaling van het individueel gewicht bij het begin en het einde van elk stadium, kan men de produktiviteit k berekenen, met de hypothese van een exponentiële groei :

$$\omega_t = \omega_0 \exp(kt)$$

met
$$k = \frac{1}{t_f} (\ln \omega_f - \ln \omega_0)$$

waar ω_0 en ω_f zijn het gewicht bij het begin en het einde van het stadium, t_f is de duur van het stadium.

Voor het naupliusstadium, indien

$$t_f = 16 \text{ dagen ,}$$

$$\omega_0 = 0,51 \text{ } \mu\text{g C/individu,}$$

$$\omega_f = 0,12 \text{ } \mu\text{g C/individu,}$$

$$k = 0,09 \text{ dag}^{-1} ;$$

indien $t_f = 8 \text{ dagen , } k = 0,18 \text{ dag}^{-1} .$

Voor het Copepodietstadium :

$$t_f = 8 \text{ dagen ,}$$

$$\omega_0 = 0,51 \text{ } \mu\text{g C/individu ,}$$

$$\omega_f = 1,6 \text{ } \mu\text{g C/individu ,}$$

$$k = 0,14 \text{ dag}^{-1} ;$$

indien

$$t_f = 16 \text{ dagen , } k = 0,07 \text{ dag}^{-1} .$$

Aantal/m²

900 000

600 000

300 000

30 000

Station M 55

Lente 1974

Nauplii

Copepodieten

Adulten

○ Observatie nauplii
▲ " copepodieten
* " adulten

25-3

17-4

30-4

7-5

29-5

1974

fig. 11.

Deze schattingen bevatten niet de vervellingen. De methode kan niet toegepast worden voor de produktiviteit der adulten te berekenen (o.a. de produktie van de gonaden en de eieren).

De waarden van de produktiviteit ($k = \frac{P}{B}$) kan, indien ze op deze manier geschat wordt, gebruikt worden voor de bepaling van de totale produktie der nauplii en copepodieten gedurende de voorjaarspiek. Deze resultaten kunnen dan vergeleken worden met deze die bekomen zijn vertrekkende van de ademhaling (tabel 2).

Tabel 2

Zone 1S - Station M55

Berekening van de produktie van nauplii en copepodieten

tijdens april en mei 1974 volgens de volgende methoden :

- 1) Produktieberekening uit de ademhaling
- 2) Produktieberekening uit de evolutie van de biomassa volgens de tijd

Data	Biomassa (mg C/m ²)	Ademhaling (mg C/m ² .dag)	1) Produktie (mg C/m ² .dag)	2) Produktie (mg C/m ² .dag)
25-3-74	naup. 5,0	6,5	0,45 } 0,77	0,46 - 0,93
	cop. 2,3	0,9		0,16 - 0,33
17-4-74	naup. 93,4	48,6	8,4 } 13,5	8,7 - 17
	cop. 36,5	14,6		2,6 - 5,2
30-4-74	naup. 219,3	285,1	19,7 } 48,3	20,46 - 41
	cop. 204,4	81,8		15 - 30
7-5-74	naup. 367,4	477,6	33,1 } 67,9	34,3 - 68,6
	cop. 248,6	116,8		17,7 - 35,4
29-5-74	naup. 102,3	132,9	9,2 } 28,0	9,5 - 19,8
	cop. 134,6	63,2		9,6 - 19,2

De produktiviteit, gemeten op punt M 55, wordt geëxtrapoleerd voor de zone 1 S voor de voorjaarspiek (april-mei) : nauplii tussen 0,967 g C/m² en 1,936 g C/m² ; copepodieten tussen 0,541 g C/m² en 1,083 g C/m² .

De vergelijking tussen de produktie der nauplii en copepodieten bekomen met de twee verschillende methodes is weergegeven in tabel 2.

2.2.2.- Bepaling aan de hand van de ademhaling

Het deel van het geassimileerde voedsel dat gebruikt wordt voor de groei wordt gequantificeerd door de coëfficiënt K_2 van Ivlev (1939).

$$K_2 = \frac{P}{P + T} .$$

Deze coëfficiënt is vrij konstant voor alle zooplanktonten : de waarden variëren tussen 0,25 en 0,40 volgens de literatuur.

Tabel 3

K_2	Materiaal	Auteur
0,4	Artemia salina	Khmelura (1966)
0,25 - 0,30	Artemia salina	Hecq (1975)
0,25	Artemia salina	Sushchenya (1964)
0,30 - 0,40	Calanus finmarchicus	Corner
0,2	Acartia clausi	Petipa (1965)
0,4	Calanus helgolandicus	Petipa
0,45	Daphnia pulex	Vasilyev (1959)
0,30	Daphnia pulex	Pavlyustin (1966)

Als we de K_2 kennen ($\pm 0,3$) dan is het mogelijk de produktie te bepalen aan de hand van de gegevens van de ademhaling :

$$P = T \frac{K_2}{1 - K_2} .$$

De gemiddelde jaarlijkse zooplanktonproduktie in de twee bestudeerde zones is dan :

zone 1 S : 16 g C/m².jaar
zone 2 : 15 g C/m².jaar .

2.3.- De ingestie

De voorgaande paragrafen lieten ons toe de ademhaling T en de produktie P van het zooplankton te bepalen, die tesamen de assimilatie

A uitmaken. De relatie tussen *assimilatie* en *ingestie* moet nu toelaten de energetische bilan van het zooplankton af te sluiten.

De ingestie kan op verschillende manieren bepaald worden.

2.3.1.- Bepaling van voedselrantsoenen in het laboratorium

De berekeningen, vertrekkende van deze gegevens zijn moeilijk. Het merendeel der proeven is uitgevoerd op geïsoleerde dieren die zich voeden met algenculturen. Deze omstandigheden verschillen totaal van de *in situ* omstandigheden.

Een aantal wetten zijn nochtans afgeleid van deze proefnemingen

- de ingestie hangt af van de concentratie van het fytoplankton en volgt ongeveer een Michaëlis-Menten wet [Frost (1972), Suschenya (1970), Mullin (1966), Marshall en Orr (1955), Cushing (1958)]

- de ingestie hangt af van de grootte der partikels [Omori (1969)], en van de kwaliteit van het voedsel, met andere woorden, de dieren hebben de neiging om selektief te werk te gaan [zoals reeds vermeld wordt dit laatste in recente werken aangevochten : Conover en Mayzoud (1975)].

In tabel 4 hebben we, volgens de literatuur, een samenvatting gegeven van de dagelijkse rantsoenen, uitgedrukt in % van het

Tabel 4

In % van het lichaamsgewicht van het dier

Soort	Nauplius	Copepodiet	Adult	Auteurs
Calanus helgolandicus	292 - 481		28-85	Paffenhöfer (1971)
Calanus finmarchicus	120	45 - 30	-	Mullin en Brooks (1970)
Calanus finmarchicus	-	-	40	Frost (1972)
Copepoda (Euplankton der Zwarte Zee)	186 *	133-166*	60*	Petipa et al. (1970)
Copepoda	-	-	15-19	Harvey (1937)
Copepoda	-	-	23*	Butler (1970)
	Niet-copepoda			
Polydora ciliata	173-34 afhankelijk van de grootte van de larve			Dara (in voorbereiding)
Oikopleura dioica	75-88 *			Petipa et al. (1970)

* Geschat volgens de assimilatiewaarden (assimilatie van 75 %).

lichaamsgewicht. Algemeen kunnen we zien dat jonge dieren relatief meer voedsel tot zich nemen, in verhouding tot hun lichaamsgewicht, dan adulten (meer dan 100 % voor de nauplii, minder dan 100 % voor de adulten).

We hebben de gegevens van Petipa gebruikt om de ingesties op jaarbasis te berekenen, op dezelfde manier als deze auteur voor het onderzoek in de Zwarte Zee. Het komt ons voor dat deze waarden een goede grootte-orde weergeven op jaarbasis, zoals we hebben kunnen aantonen voor de Spuikom te Oostende [Podamo (1976)].

De bekomen resultaten voor de ingestie zijn dan :

zone 1 S : $80 \pm 48 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{jaar}$,

zone 2 : $90 \pm 52 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{jaar}$.

2.3.2.- Bepalingen aan de hand van de assimilatie

De ademhaling en de produktie van het zooplankton vormen samen de assimilatie. Bij afwezigheid van *superfluous feeding*, wat op dit ogenblik niet meer aanvaard wordt [Corner (1966); Bulter, Corner en Marshall (1970)], kan men aannemen dat er een konstante verhouding bestaat tussen de ingestie en de assimilatie bij gemiddelde voedingsomstandigheden. Tabel 5 geeft een overzicht van de gegevens uit de literatuur betreffende het % van de assimilatie van het binnengenomen voedsel.

Tabel 5

Dier	Assimilatie	Auteur
Gemengd zooplankton	tot 80 %	Conover (1966)
Herbivoor zooplankton Noordzee	70 %	Steele (1974)
Idotea baltica	80-85 %	Soldatova et al. (1969)
Copepoda	80-85 %	Corner (1961) Mullin (1969) Marshall en Orr (1972)
Copepoda	60 %	Conover (1966)
Polydora ciliata plankt. larven	80 %	Daro (niet gepubliceerd)

De waarde van 75 % is blijkbaar een reële benadering van de hoeveelheid assimilatie.

De assimilatie, zijnde de som van de produktie en de ademhaling (zie hoger) en de ingestie (assimilatie gelijk is aan 75 % van de ingestie) kan dan berekend worden :

	Zone 1S	Zone 2
Assimilatie	53 g C/m ² .jaar	50 g C/m ² .jaar
Ingestie	71 g C/m ² .jaar	67 g C/m ² .jaar

2.3.3.- Aan de hand van de *gross growth efficiency* K_1

De K_1 is bepaald door Ivlev (1938) : het drukt het deel van het voedsel uit dat dient voor de produktie. Tabel 6 geeft de verschillende K_1 uitgedrukt in % van de ingestie, volgens de literatuur.

Tabel 6

Soort	Nauplii	Copepodiet	Adult	Gemiddelde	Auteur
Calanus finmarchicus				37 - 48	Corner (1961)
Asellus aquaticus				16 - 28	Levanidov (1949)
Daphnia pulex				4-15	Richman (1958)
Rhyncholanus nasutus	39	31 - 55	25-48	35	Mullin en Brooks (1970)
Calanus helgolandicus	18-21	26 - 72	30-37	35	Mullin en Brooks (1970)
Polydora ciliata larven				13 - 33	Daro (niet gepubliceerd)

Als men de K_1 schat op 10 % à 30 % van de ingestie, kunnen we, ons baserend op de produktie, de ingestie berekenen voor de voorjaarsbloom.

zone 1 S : 45,7 tot 160 g C/m².jaar

zone 2 : 42,8 tot 150 g C/m².jaar .

De berekende ingestie aan de hand van de assimilatie valt dus binnen de limieten berekend aan de hand van K_1 .

2.4.- De exkretie

De exkretie wordt bepaald dank zij de termen die wij in voorgaande paragrafen gegeven hebben : ingestie - assimilatie.

Voor wat de koolstof aangaat betreft het de *faecal pellets* :

zone 1 S : 18 tot 27 g C/m².jaar ,

zone 2 : 17 tot 37 g C/m².jaar .

2.5.- Overzicht van de activiteiten van het herbivoor zooplankton

Tabel 7 resumeert de verschillende activiteiten van het zooplankton, zoals uitgewerkt in de voorgaande paragrafen.

Tabel 7
(mg C/m².jaar)

	Zone 1S	Zone 2
Ademhaling T (gemeten)	37	35
Produktie P (berekend volgens ademhaling)	16	15
Assimilatie T + P	53	50
Ingestie berekend volgens voedselrantsoen	80 ± 48	90 ± 52
Ingestie berekend volgens de waarde der assimilatie	71	67
Ingestie berekend volgens de waarden van K ₁	46 - 160	43 - 150
Exkretie (verschil tussen C - (T + P))	18 - 27	17 - 37

3.- Aktiviteit van het zooplankton op de andere kompartimenten

3.1.- De rol van het zooplankton in de koolstof en stikstofcyclus

De verschillende gegevens over de activiteiten van het zooplankton, beschreven in de voorgaande paragrafen, kunnen, voor wat de koolstofflux betreft, geresumeerd worden in volgende tabel 8.

Tabel 8

(g C/m².jaar)

	1S	2
Ademhaling	37	35
Produktie	16	15
Assimilatie	53	50
Vaste exkretie	18	17
Ingestie	71	67

Met deze koolstofluxen komen stikstofluxen overeen, aangezien deze twee elementen nauw met elkaar verbonden zijn.

De waarde der verhouding $\frac{C}{N}$ in het particulier organisch materiaal, afkomstig van het fytoplankton (levende cellen of detritus), die de voedselbron vormt voor het zooplankton (zie § 3.2) is hiervoor behandeld geworden 2,3 .

De waarde van de verhouding $\frac{C}{N}$ in het zooplankton is het onderwerp geweest van een aantal studies. Enkele waarden uit de literatuur zijn weergegeven in tabel 9.

Tabel 9

Soort	$\frac{C}{N}$ (in gewicht)	Auteur
Copepoda	4,3	Beers (1966)
Mysidacea	4,09	Beers (1966)
Chaetognatha	3,61	Beers (1966)
Chaetognatha	4,6 - 3,9	Omori (1969)

De verhouding $\frac{C}{N}$ in het zooplankton ligt dus iets hoger dan in het fytoplankton, wat verklaard wordt door hun lager gehalte aan suiker en mucopolysacchariden (Chitine). Een gemiddelde waarde van 4 kan gebruikt worden. Dit verschil in de verhouding $\frac{C}{N}$ tussen fyto- en zooplankton, impliceert een selektief absorptiemechanisme van de verschillende elementen die in het voedsel aanwezig zijn.

De verhouding $\frac{C}{N}$ in de *faecal pellets* is vrij gelijk aan deze van de voeding [Johannes en Solomi (1966); Frankenberg *et al.* (1967)].

Dit laat ons toe de C fluxen om te zetten in stikstoffluxen.

Tabel 10

(g N/m².jaar)

	1S	2
Ingestie	12,9 - 14,5	12,2 - 16,4
Vaste exkretie	3,3 - 4,9	3,1 - 6,7
Assimilatie	9,6	9,1
Productie	4	3,8
Vloeibare exkretie	5,6	5,3

De vloeibare exkretie van de stikstof gebeurt voornamelijk onder de vorm van ammonium [tot 75 % volgens Harris (1959)].

3.2.- Het voedselregime van het zooplankton

De bij ons voorkomende Copepoda en Tunicata, die het belangrijkste deel van het zooplankton vormen, worden beschouwd als zijnde herbivoor.

Ondanks de enorme voorraad organische stoffen (nietlevende materie - in particuliere en opgeloste toestand) die in het zeewater der Noordzee aanwezig is, wordt het detritus meestal slechts als een marginale voedselbron voor het zooplankton beschouwd.

Zoals hierboven reeds aangehaald zijn enkele recente werkers er in geslaagd een onderscheid te maken in het voedselregime van het zooplankton tussen dood materiaal en levende fytoplanktoncellen. Ze hebben aangetoond dat detritus gedurende gans het jaar een belangrijk deel van het voedsel van het zooplankton kan vormen (zooplankton dat beschouwd werd als herbivoor !) en dit, op bepaalde ogenblikken tot 95 % [Gerben en Marshall (1974); Poulet (1976)].

Men heeft zelfs gesuggereerd [Heinke *et al.* (1973)] dat het detritus kan voldoen aan de essentiële energetische behoeften van de

Copepoda, terwijl de levende plantencellen enkel spore-elementen zou bevatten die noodzakelijk zijn voor de groei en de voortplanting.

In ieder geval moeten én het detritus én de planktonische bacteriën beschouwd worden als mogelijke voedselbronnen voor het zooplankton.

Referenties

- ARAKYEVICH, Ye G., (1970). Feeding of Copepods of the tropical part of Pacific Timonin, *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 191, 95-938.
- BEERS, (1966). Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargassa Sea of Bermuda, *Limnol. & Oceanogr.*, 11, 520-528.
- BERGMANS, M., (1975). *Inleidende studie van twee Tisbe soorten uit de Spuikom te Oostende*, Lic. Thesis V.U.B.
- BERMAN, M.S. and RICHMAN, S., (1974). The feeding behaviour of *Daphnia pulex* from Lake Winnebago, Wisconsin, *Limnol. & Oceanogr.*, 19(1), 105-109.
- BUTLER, E.I., CORNER, E.D.S., MARSHALL, S.M., (1970). On the nutrition and metabolism of zooplankton, VII, Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde Sea area, *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 50, 525-560.
- CONOVER, R.J., (1966). Assimilation of organic matter by zooplankton, *Limnol. & Oceanogr.*, 11, 338-345.
- CONOVER, R.J. and MAYZAUD, (1975). Communication of the 10th Symposium for Marine Biology.
- CORNER, E.D.S., (1961). On the nutrition and metabolism of zooplankton, I : Preliminary observations on the feeding of the marine Copepod *Calanus helgolandicus* (Claus), *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 41, 5-16.
- CUSHING, D.H., (1958). The effect of grazing in reducing the primary production : a review, *Rapp. P.v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 144, 149-145.
- CUSHING, D.H., (1968). Grazing by herbivorous Copepods in the sea, *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 32(1), 70-82.
- FRANKENBERG, D. and SMITH, K.L.Jr., (1967). Coprophagy in marine animals, *Limnol. & Oceanogr.*, 12, 443-450.

- FROST, B.W., (1972). Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*, *Limnol. & Oceanogr.*, 17(6), 805-814.
- HARRIS, E., (1959). The nitrogen cycle in Long Island Sound, *Bull. Bingham oceanogr. coll.*, 17(1), 31-65.
- HARVEY, H.W., (1937). Note on selective feeding by *Calanus*, *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 22, 97-100.
- IVLEV, V.S., (1938). Sur la transformation de l'énergie pendant la croissance des invertébrés, *Byull. Mosk. Obshch. Ispjt. Prir. Otd. Biol.*, 47, 267-278.
- JOHANNES & SATOMI, (1966). Composition and nutritive value of faecal pellets of a marine crustacean, *Limnol. & Oceanogr.*, 11, 191-197.
- LELOUP, E. & POLK, P., (1967). La flore et la faune du Bassin de Chasse d'Ostende, III : Etude zoologique, *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, 157, 1-114.
- LEVANIDOV, (1949). The significance of allochthonous material as food resource in a water basin and its consumption by *Asellus aquaticus*, *Trudy Uses. gidrobiol. olshch.*, 1.
- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P., (1955). On the biology of *Calanus finmarchicus*, VIII : Food uptake, assimilation and excretion in adult stage V *Calanus*, *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 34, 495-529.
- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P., (1972). *The biology of a marine Copepod*, Springer-Verlag.
- MULLIN, M.M., (1963). Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*, *Limnol. & Oceanogr.*, 8, 239-250.
- MULLIN, M.M., (1966). Selective feeding by calanoid Copepods from the Indian Ocean, in *Some contemporary studies in marine science*, London Allen & Unwin Borner ed., 545-554.
- MULLIN, M.M., (1969). Production of zooplankton in the ocean : the present status and problems, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 7, 293-314.
- MULLIN, M.M. & BROOKS, E.R., (1970). Growth and metabolism of two pelagic marine Copepods as influenced by temperature and type of food, in *Marine food chains*, Steele J.H. ed, Edinburgh, Oliver & Boyd, 74-95.
- OMORI, M., (1969). Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean, *Marine Biology*, 3, 4-10.

- PAFFENHÖFER, G.A., (1971). Grazing ingestion rates of nauplii, copepodites and adults of the marine planktonic Copepod *Calanus helgolandicus*, *Marine Biology*, 11, 286-298.
- PALMER, P., (1974). *Systematische studie van Eurytemora aan de Spuikom te Oostende*, Lic. Thesis, V.U.B.
- PETIPA, T.S., (1966). Oxygen consumption and food requirements in the Copepods *Acartia clausi* and *A. Latisebosa*, *Zool. Zh.*, 45, 363-370.
- PETIPA, T.S., PAVLOVA, E.V. & MIRONOV, G.N., (1970). The food web structure, utilisation and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities, in *Marine Food Chains*, Steele J.H., ed., 142-167.
- PODAMO, JO., (1974). *in* Math. Modelsea, (1973). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for the Exploration of the Sea, E 19.
- PODAMO, JO., (1976). Ecometabolism of a shallow marine lagoon at Ostend (Belgium), 10th Symposium for Marine Biology (in press).
- RICHMAN, S., (1958). The transformation of energy by *Daphnia pulex*, *Ecol. Monogr.*, 28, 273-291.
- SOLTATOVA, I.N., TSHIKHON-LUKANINA, Y., NIKOLAYEVA, G.G. & LUKASHEVA, T.A., (1969). The conversion of food energy by marine crustaceans, *Oceanology*, 9(6), 875-882.
- STEELE, J.H., (1974). *The structure of marine ecosystems*, Blackwell Scientific Publications.
- SUSCHENYA, L.M., (1970). Food rations, metabolism and growth of crustaceans, in *Marine Food Chains*, Steele, J.H., ed., Oliver & Boyd, 127-141.
- VANDENDAELE, V., (1972). *Studie van Eurytemora aan de Spuikom te Oostende*, Lic. Thesis V.U.B.

Hoofdstuk V

Het kompartiment planktonische bacteriën en de hierdoor veroorzaakte fluxen

1.- Inleiding

Het belang van de heterotrofe bacteriën bij de recyclage van organische tot minerale stoffen in zeewater blijft een discussiepunt. In de literatuur worden evenveel auteurs gevonden die ze een centrale plaats toekennen als auteurs die vinden dat hun rol ter verwaarlozen is en er gewoon niet over spreken.

Nochtans is het een sleutelprobleem voor het begrijpen van het ecometabolisme van aquatische biotopen, voornamelijk in mariene milieu's. De organische stoffen van plantaardige oorsprong kunnen in het ecosysteem langs twee wegen gerecycleerd worden :

- 't zij langs het kompartiment van de herbivoren door de *grazing*,
- 't zij langs de heterotrofe micro-organismen na vrijmaking van organisch materiaal door exkretie of lyse.

Deze tweede weg is kort en veroorzaakt een snelle recyclage van de organische stof. De eerste weg is lang, immobiliseert organisch materiaal onder de vorm van biomassa en geeft aanleiding tot een complex voedselweb dat leidt tot aan de pelagische vissen.

Om deze redenen hebben wij de activiteiten der heterotrofe planktonische bacteriën bepaald.

In de Noordzee met zijn homogeen vermengde watermassa's en zijn concentraties opgeloste zuurstof die steeds bij het verzadigingspunt liggen, is het normaal dat men zich beperkt tot de aerobe heterotrofe organismen.

2.- De biomassa der bacteria : resultaten der tellingen

Het probleem van biomassa bepalingen der bacteriën blijft moeilijk. De gebruikte methode voor het uitvoeren der tellingen gebeurt immers door het enten op een verrijkt milieu. Enkel deze bacteriën die zich op dit milieu ontwikkelen na inkubatie worden geteld. Daarom kunnen deze waarden niet als *absolute* waarden gebruikt worden. Wel kan het gebruikt worden als indicatie voor de variaties der reële biomassa's als men aanneemt dat er een verband bestaat tussen de tellingen en de werkelijke biomassa, verband dat konstant blijft voor een bepaald ecosysteem.

De optimale voorwaarden voor het uitvoeren der tellingen (inkubatietijd, temperatuur, enz.) en de reproduceerbaarheid der resultaten zijn reeds vroeger behandeld [Jo PODAMO (1973)].

De verspreiding van de biomassa's der bacteriën is weergegeven in tabel 1.

Tabel 1

Synthese van de resultaten der tellingen
van de planktonische heterotrofe bacteriën
Jaarlijks gemiddelde

	1973			1974		
	10^{11} bakt./m ³	10^{11} bakt./m ²	N	10^{11} bakt./m ³	10^{11} bakt./m ²	N
Zone 1 S	0,15	2,3	25	0,24	3,6	34
Zone 1 N	0,10	2,5	20	0,31	7,7	11
Zone 2	0,01	0,5	20	0,01	0,5	31

De verschillen tussen de kustzone en de open zee zijn opvallend. Een kaart met de typische verspreiding geeft hiervan een duidelijk beeld (fig. 1).

Een jaarcyclus voor 1973 wordt in fig. 2 weergegeven. Wegens te weinig gegevens is het ons niet mogelijk deze cyclus te bevestigen voor de volgende jaren.

Men kan besluiten dat de concentraties der planktonische bacteriën een normale verspreiding kust- open zee vertonen. Zoals meestal in dit soort studies naar voor komt.

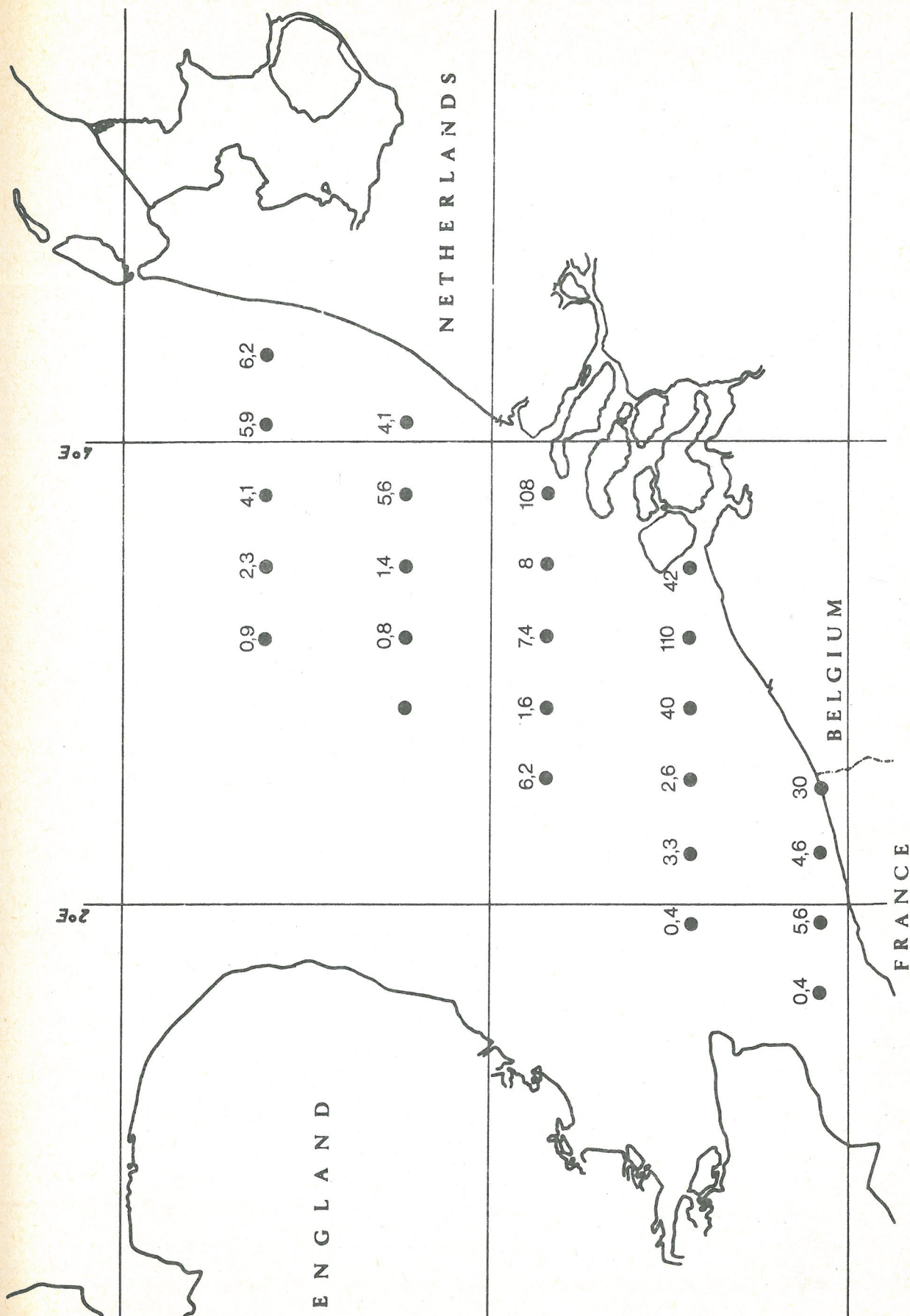


fig. 1.
Marine bakteriën (x 10⁶ bakt./ml)
april-mei 1973

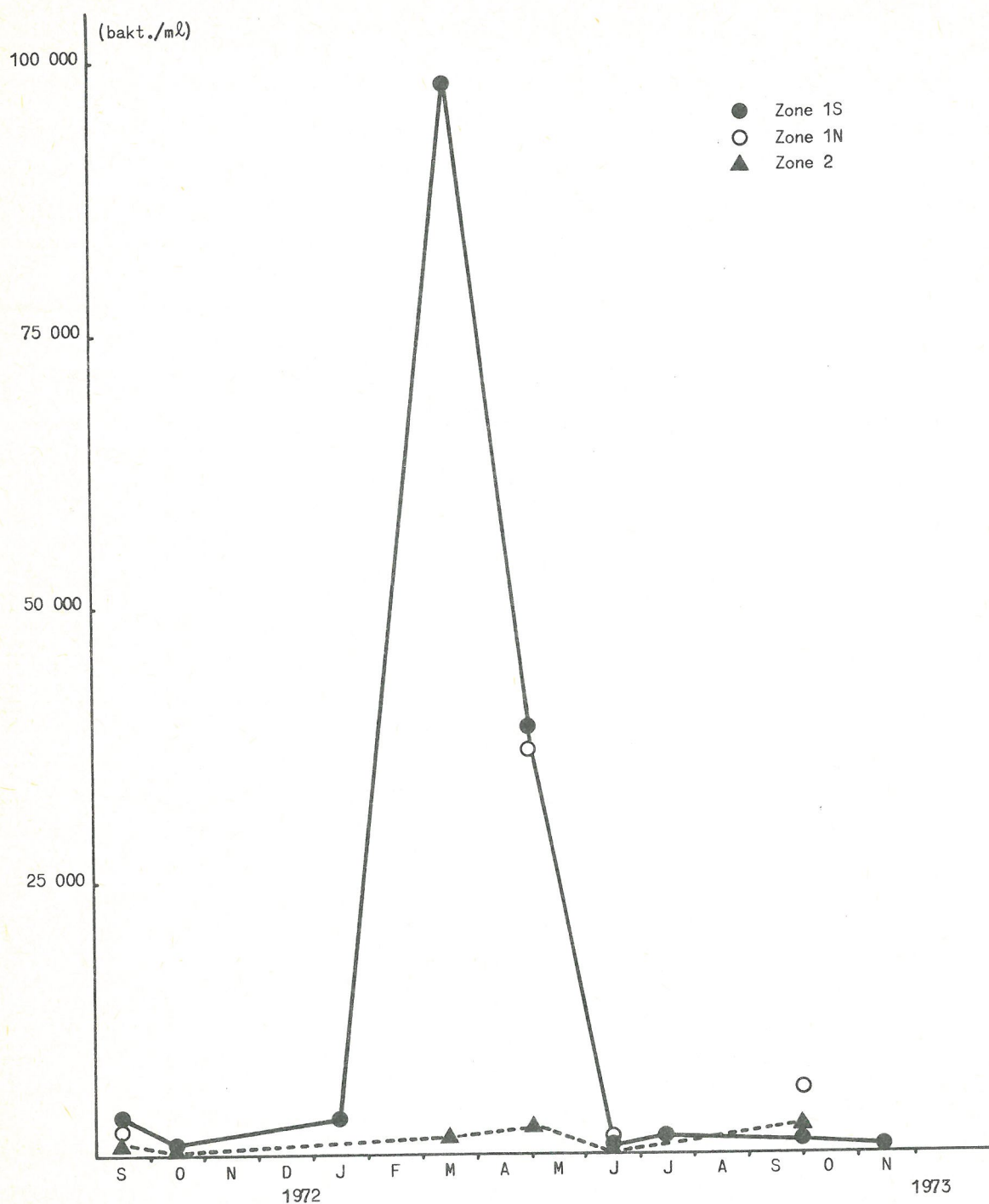


fig. 2.

De seizoenvariatiën schijnen gekenmerkt te zijn door het bestaan van een voorjaarspiek in de kustzone. De bekomen spreiding der resultaten zijn zo dat het bestaan van een najaarspiek, maar minder uitgesproken, niet uitgesloten is.

3.- Bakteriële activiteiten

3.1.- Gebruikte methoden

3.1.1.- Initiële snelheid van zuurstofverbruik

Deze bepaling geeft ons informatie over de totale ademhalingssnelheid van de planktongemeenschap. De methode bestaat in het meten van de zuurstofconcentratie met de klassieke Winkler methode/een aantal flessen worden gevuld en gefixeerd in functie van de tijd, na inkubatie bij zee-watertemperatuur in het donker. De bekomen kromme laat toe de initiële snelheid van het zuurstofverbruik te meten. Een voordeel van deze methode is dat men, met dezelfde techniek, de concentratie van het organisch materiaal (klassieke BOD₅) kan meten. Na lange inkubatie (vastgesteld op vijf dagen) is het bekomen resultaat afhankelijk van de concentratie beschikbaar substraat : t.t.z. het gemakkelijk biodegradabel organisch materiaal. Gedurende een korte periode echter is het een weergave van de *in situ* ademhalingsactiviteit.

Een typische cinetiek is weergegeven in fig. 3. Het is bemoedigend te zien dat de verschillende cinetieken die gemaakt zijn op opeenvolgende dagen consistent zijn en dat de resultaten ons toelaten een volledige cinetiek op te bouwen (fig. 4). Tevens kunnen we hierbij opmerken dat we de beperkingen van de BOD₅ methode met deze proeven ook hebben aangetoond, want na 5 dagen wordt nog steeds, 't zij aan trager rythme, zuurstof verbruikt.

3.1.2.- Bicarbonaat fixatie in het donker

De resultaten van radioactieve bicarbonaat fixatie in het donker geeft een maat weer van de anaplerotische fixatie, d.w.z. van de biosynthetische CO₂ fixatie gebonden aan de cyclus van Krebs, door het plankton. In de literatuur zijn gegevens te vinden die de verhouding geven tussen deze anaplerotische fixatie en het totaal heterotroof metabolisme. Deze konversiefaktor wordt normaal beschouwd te variëren tussen 20 en 30 [Romanenko (1964), Sorokin (1965)] of lager [Overbeek en Daley (1973)]. In het door ons uitgevoerde experiment werd een konversiefaktor van 30 gevonden (tabel 2).

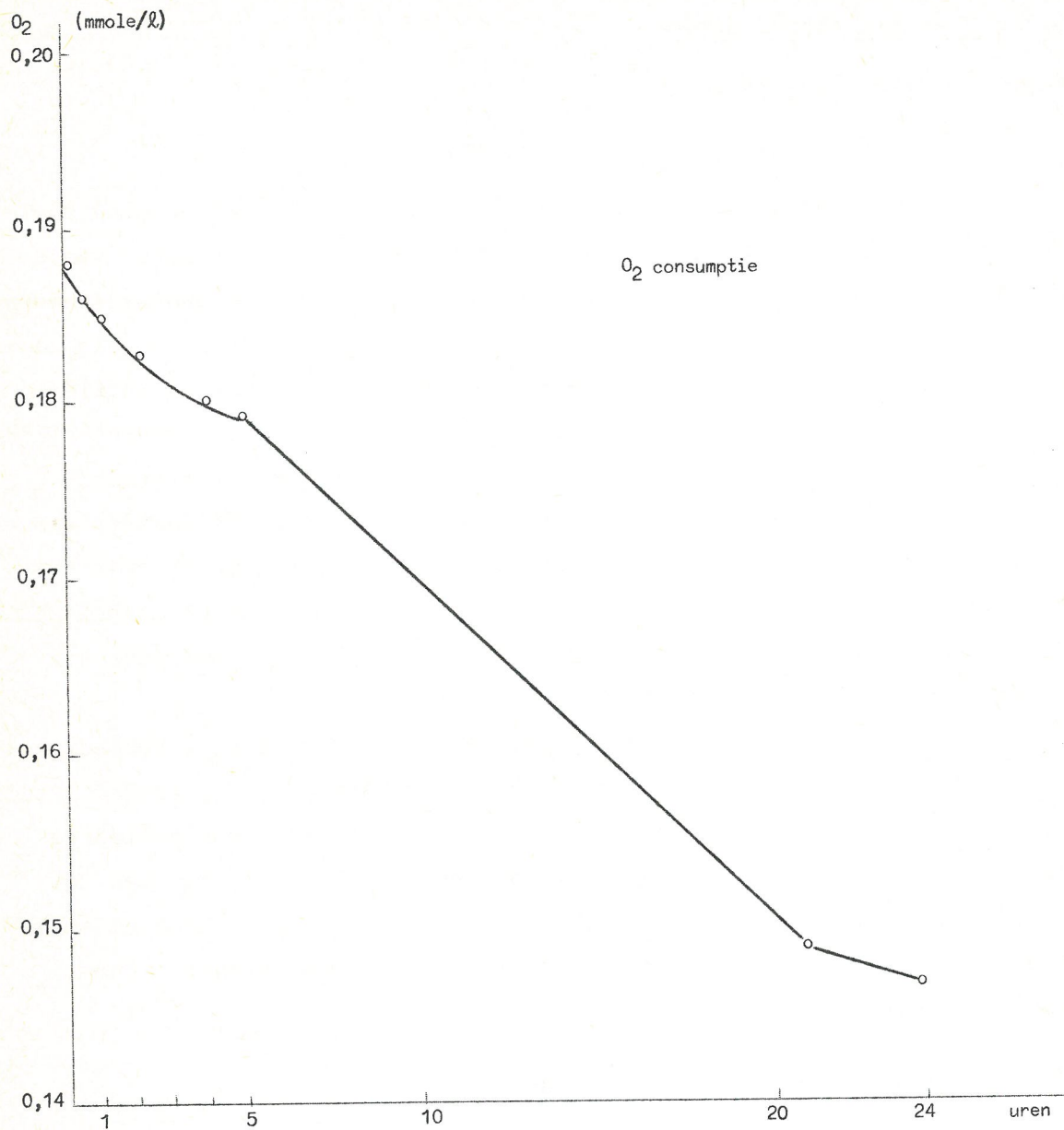


fig. 3.

Beide methoden a en b geven ons informatie over de totale ademhaling van het plankton. Beide geven ze goede resultaten, aangezien een 24 uren cyclus van de zuurstofconcentratie in het water van de Spuikom door de bekomen waarden verklaard wordt. In het bijzonder's nachts, als er geen fotosynthese plaatsgrijpt, worden de variaties van de zuurstofconcentratie volledig bepaald door de volgende fluxen : diffusie

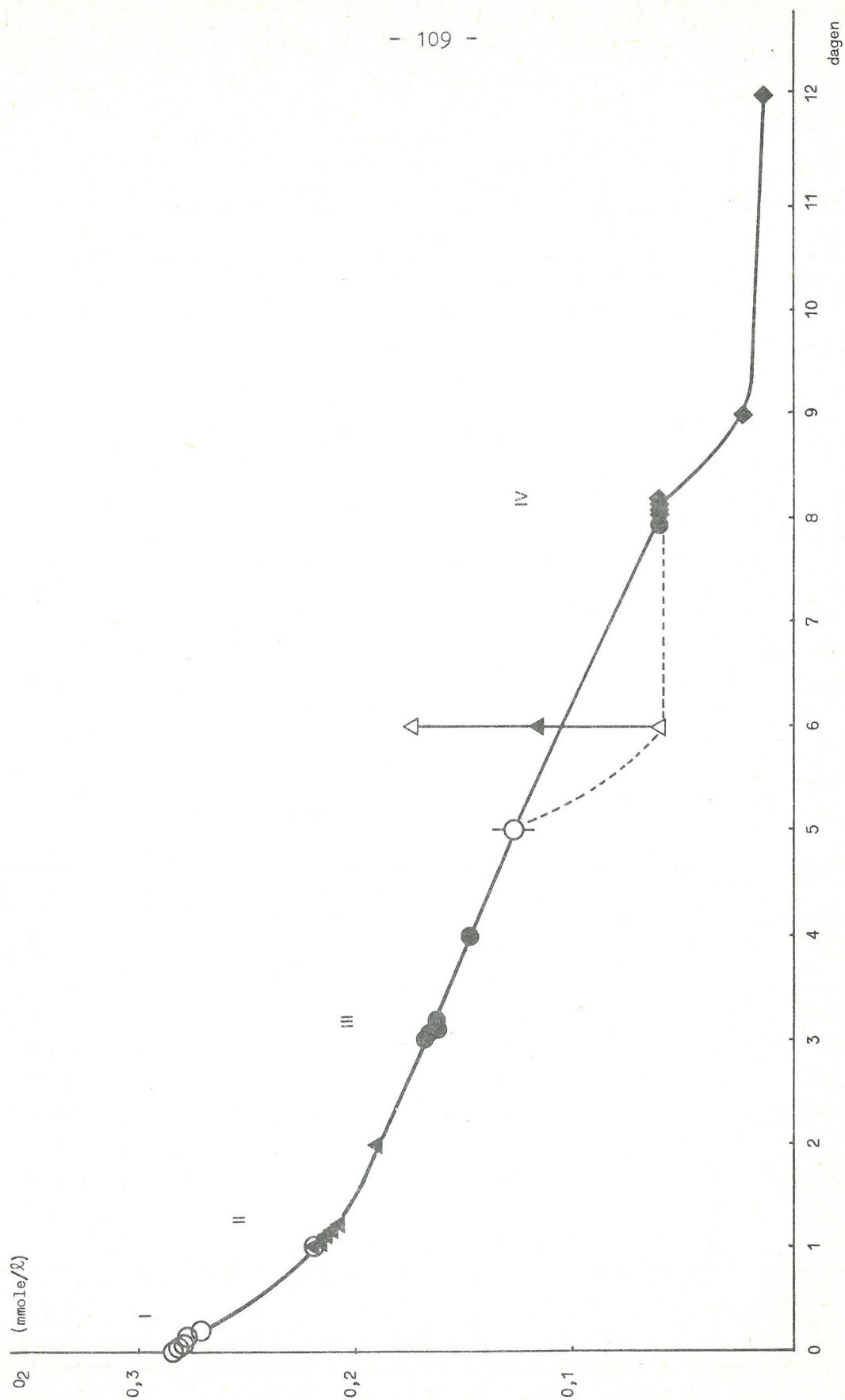


fig. 4.

Tabel 2

Interkalibratie tussen de ademhaling (zuurstof verbruiksnelheid) en anaplerotische bicarbonaat fixatie (donkere ^{14}C fixatie) als ademhalingsquotient werd 0,85 genomen. Oostende, 29-3-1974.

Staal	Ademhaling O_2 ($\mu\text{M/h}$)	C ($\mu\text{M/h}$)	Donkere ^{14}C fixatie ($\mu\text{M/h}$)	Konvertiefactor
1	20	17	0,57	29,8
2	10	8,5	0,28	30,3
3	4	3,4	0,10	34
4	8	6,8	(> 0,32)	(> 21,2)
5	2,7	2,3	0,10	22,9
6	1	0,85	0,05	(\leq 42,5)
				$\bar{m} = 29,25$

(lucht-water oppervlakte), sediment ademhaling en totale plankton ademhaling (tabel 3).

Tabel 3

Verandering van de zuurstofconcentratie en fluxen gedurende een 24-uren cyclus
Spuikom te Oostende, 17-5-1975

Tijd	Zuurstofconcentratie (mmole/m ²)	Respiratiesnelheid		Fotosynthetische aktiviteiten (mmole/m ² .u) **	Diffusie lucht \rightleftharpoons water ***	ΔO_2	
		Plankton (mmole/m ² .u)	Sedimenten (mmole/m ² .u) *			Verwacht (mmole/m ² .u)	Waargenomen (mmole/m ² .u)
13.30	472,5	3,75	1,87	16,5	- 5,78	+ 5,34	+ 9
17.30	487,5	2,25	1,87	2,2	- 8,47	-10,39	0
21.30	474,0	15,00	1,87	0	- 6,89	-23,76	- 20
01.30	408,0	3,75	1,87	0	0	- 5,62	- 8
05.30	387,0	1,12	1,87	1,0	+ 2,91	- 4,90	- 4
09.30	372,0	1,12	1,87	4,0	+ 4,12	+ 5,13	+ 3
13.30	434,0	0	1,87	13,0	+ 5,36	+16,49	+ 15,5
17.30	525,0	-	1,87	-	-	-	-

* Zie 3.7.

** Zie 3.3.

*** Volgens de formule $F = \frac{D}{a} \Delta \text{O}_2$ waar D de diffusie-coëfficiënt van de opgeloste zuurstof is en a de diepte van de niet-gemengde oppervlakte laag is, hier gelijk aan 60 μm Broecker (1974).

3.1.3.- Een derde methode

Een derde methode, meer specifiek voor heterotrofe organismen, is uitgewerkt geworden en nu gebruiksklaar. Het bestaat in de kinetische inkorporatie van radioactief organisch materiaal van dezelfde aard als het natuurlijk substraat, t.t.z. fytoplankton hydrolyzaat. Deze methode, uitgevoerd met een gelijktijdige bepaling van de concentratie van organisch materiaal [totaal organische koolstof (T.O.C.)] moet toelaten de reële heterotrofe activiteit *in situ* te bepalen.

Men moet inderdaad de kromme bepalen die de afhankelijkheid van de activiteit t.o.v. de concentratie uitdrukt (kromme van Michaëlis) en de, bij de experimentele concentraties bekomen waarden, herleiden tot de natuurlijke concentraties met behulp van deze kromme.

3.2.- Resultaten

De ademhaling van het plankton is gemeten op stalen die minstens maandelijks in de Noordzee genomen zijn gedurende de kruisvaarten in 1974 en 1975.

De bekomen gemiddelde waarden (berekend door over de ganse diepte van een station de gegevens te pondereren) zijn in tabel 4 weergegeven.

Tabel 4

Gemiddelde ademhaling van het plankton per zone

N aantal stalen geanalyseerd
 V_i uitgedrukt in $\text{mmole O}_2/\text{m}^3.\text{u}$
R uitgedrukt in $\text{g C}/\text{m}^3.\text{dag}$
als QR werd 0,85 genomen

Zone	1974			1975		
	N	V_i	R	N	V_i	R
1S	27	2,03	0,49	35	4,9	1,18
1N	14	2,67	0,65	13	1,41	0,34
2	21	1,31	0,32	30	1,65	0,57

De door ons bekomen resultaten $0,84 \text{ g C/m}^3 \cdot \text{dag}$ voor de zone 1 S en $0,44 \text{ g C/m}^3 \cdot \text{dag}$ voor de zone 2 zijn van dezelfde grootte-orde als de resultaten bekomen door Okutani *et al.* (1972) voor het heterotroof verbruik van glucose : van $0,025$ tot $1,3 \text{ g C/m}^3 \cdot \text{dag}$. Konovalova (1973) bekomt eveneens een maximale ademhaling van $0,3 \text{ g C/m}^3 \cdot \text{dag}$.

De evaluatie van de aktiviteit der gemiddelde planktonische ademhaling per m^2 wordt besproken in § 6.

3.3.- De respektievelijke rol van het zooplankton, het fytoplankton en de bacteriën in de totale ademhaling van het plankton

De door ons gebruikte methode, initieel zuurstofverbruik, geeft ons informatie over de ademhaling van het totale plankton. We hebben kunnen aantonen dat de rol van het zooplankton te verwaarlozen is (filtratie op een net met maaswijdte 50μ beïnvloedt het resultaat niet) maar het is, op dit ogenblik, veel moeilijker een onderscheid te maken tussen de rol van het fytoplankton en de heterotrofe microörganismen (voor de eenvoud hier "bacteriën" genoemd).

Het wordt algemeen aanvaard dat de ademhaling van het plankton in zee essentiël te wijten is aan de micro-organismen [Pomeroy en Johannes (1966), (1968); Sorokin (1973); Romanenko en Dolzynin (1973); Morita *et al.* (1974)] en dat het netplankton er geen belangrijke rol heeft : minder dan 10% . Maar de rol van het nannoplankton blijft moeilijk te bepalen. Toch willen we opmerken dat het feit dat we hoge waarden in de winter krijgen pleit in het voordeel van de heterotrofe organismen : de aktiviteit van het fytoplankton is dan immers praktisch 0.

3.4.- Specifieke aktiviteit der bacteriën

We hebben hierboven aangetoond (tabel 1) dat de biomassa der bacteriën, bepaald door middel van tellingen, een gradiënt vertoont gaande van de kust naar open zee. De gemiddelde waarden vertonen, tussen de kust en de open zee een verschil met een faktor 10 of meer.

De ademhaling van het plankton per m^3 is echter van dezelfde grootte-orde in de verschillende onderzochte zones (tabel 4). Hieruit volgt dat de verhouding aktiviteit/bakteria sterk verschilt van de ene

zone tot de andere. Dit schijnt een algemeen fenomeen te zijn, ook teruggevonden door Seki *et al.* (1975) : de specifieke activiteit is veel hoger in de open zee dan langs de kust.

Deze bevinding bevestigt eens te meer, indien het nog nodig is, dat de resultaten der tellingen helemaal niet in aanmerking kunnen komen als indicatoren van de bakteriële activiteit.

De grootte-orde van de door ons gevonden specifieke activiteit komt overeen met de gegevens uit de literatuur [Giese (1962)].

4.- De produktie der bakteriële biomassa

Vertrekkende van de gegevens over de totale ademhaling van het plankton, en in de mate dat het mogelijk is deze ademhaling voornamelijk toe te schrijven aan de bakteriën, kan men in principe de produktie aan biomassa der bakteriën bepalen. In de literatuur wordt vaak het cijfer 30 % geciteerd als rendement der heterotrofe bakteriën [Parsons en Seki (1970)]. Uit onze resultaten kan men slechts een maximale schatting geven : ze zou 30 % van de totale planktonische ademhalingsactiviteit bedragen (zie tabel 2).

Zelfs als we dit cijfer enkel als grootte-orde beschouwen, is het nodig erop te wijzen dat de gevormde biomassa niet te verwaarlozen is en dat ze een belangrijke potentiële hoeveelheid voedsel vormen voor filtrerende organismen bij het zooplankton.

5.- De organische stoffen

5.1.- Methode

Wij hebben de BOD₅ methode gebruikt (5 dagen inkubatie bij duisternis) die een maat geeft van de beschikbare, biodegradabele organische stof. Alhoewel het een vrij onnauwkeurige methode is, vooral als men de transformatie naar koolstof wil uitvoeren uitgaande van de verbruikte zuurstof, heeft ze het grote voordeel dat ze een aanwijzing geeft van het materiaal dat in 5 dagen biodegradabel is, t.t.z. van dit substraat dat het meeste belang heeft voor de heterotrofe organismen.

5.2.- Resultaten

De bekomen resultaten (tabel 5) wijzen op een grote uniformiteit in de onderzochte zone voor wat betreft het organisch materiaal.

Tabel 5

Gehalte organisch materiaal van de Noordzee, gemeten met de BOD₅
(ademhalingsquotiënt genomen als 0,85)

Zone	1974			1975		
	N	g C/m ³	g C/m ²	N	g C/m ³	g C/m ²
1S	35	1,43	21,3	40	1,58	23,7
1N	16	1,25	31,3	14	1,08	26,9
2	31	0,88	30,9	32	0,74	25,9

5.3.- Diskussie

De bekomen resultaten, 1,5 g C/m³ voor de zone 1 S en 0,8 voor de zone 2 zijn in overeenstemming met gegevens uit de literatuur : Menzel en Ryther (1970) en Ogura (1970) beschouwen de normale concentratie als minder dan 1 mg C/l in de bovenste waterlagen der oceaan en Morris en Foster (1971) geven waarden van 1 mg C/l in de winter en 3 tot 4 mg C voor binnenwaters.

Dezelfde grootte-orde (meestal 1 mg C/l) werd gevonden voor opgelost organisch materiaal in het kanaal door Banoub and Williams (1973) en 1,15 mg C/l in de Baltische Zee [Zsolnay (1975)].

Men mag niet vergeten dat de BOD methode slechts informatie geeft over gemakkelijk biodegradabel materiaal en dat zekere hoeveelheden, met meer resistentie t.o.v. de bakteriële afbraak, waarschijnlijk niet gemeten worden [Ogura (1970), (1972); Jewell en McCarty (1971)].

De afwezigheid van een gradiënt kust-open zee voor de concentratie van organisch materiaal bewijst dat de aanvoer van het binnenland naar zee (stromen en riolen) te verwaarlozen is t.o.v. de endogene bronnen. Dit bevestigt dat in zee de voornaamste bron van het organisch materiaal waarschijnlijk het fytoplankton is : door exkretie en mortaliteit.

6.- Algemene diskussie

6.1.- Evaluatie van de gemiddelde jaarlijkse activiteit voor de ganse waterkolom

Indien de resultaten van de metingen van het initieel zuurstof verbruik (§3.2 , tabel 4) geëxtrapoleerd worden tot de ganse waterkolom en voor 24 uur per dag, worden voor de planktonische heterotrofe activiteit volgende gegevens bekomen :

Tabel 6

Totale planktonische ademhaling
Hypothese met maximale extrapolatie
(g C/m².jaar)

Zone	1974	1975
1S	2688	6495
1N	5896	3111
2	4054	7260

Deze totale planktonische ademhaling, die wij voor het grootste deel toeschrijven (> 90 %) aan de heterotrofe micro-organismen blijkt buitengewoon hoog in het kader van de ganse cyclus in de Noordzee (zie § 1, hoofdstuk VIII). Ze overschrijden inderdaad met een faktor 10 tot 20 de schattingen van de primaire produktie, die in ieder geval in het door ons onderzochte gebied van de Noordzee de voornaamste bron is van de organische materie.

Men kan moeilijk veronderstellen dat de primaire produktie met deze faktor onderschat is.

Aangezien de cijfers, bekomen voor de totale planktonische ademhaling per volume eenheid coherent zijn en de zelfde grootte-orde bevestigd wordt door de resultaten van andere auteurs, die met totaal andere methodes werken, ligt het waarschijnlijk op het vlak van de gebruikte hypothesen, gebruikt voor de extrapolatie der gegevens tot de ganse waterkolom en voor de ganse dag, dat de oorzaak gezocht moet worden voor deze schijnbare tegenstelling.

De meting zelf van de planktonische ademhaling toont de grote instabiliteit van deze aktiviteit aan. Inderdaad, de snelheid van het zuurstofverbruik in de in het donker geïncubeerde stalen vermindert zeer sterk gedurende de eerste uren van de inkubatie. Waarschijnlijk is de initiale snelheid representatief voor de *in situ* heterotrofe aktiviteit, maar de snelle vermindering hiervan in het geïncubeerde staal kan laten veronderstellen dat ook de aktiviteit *in situ* onder bepaalde omstandigheden snel kan verminderen. Alles gebeurt alsof de snelheid der ademhaling van de planktonische micro-organismen sterk afhankelijk is van de *in situ* produktie van een gemakkelijk degradabel organisch substraat met zeer kleine *turnover* tijden. De opgeloste organische stoffen, geëxkretieerd door het fytoplankton, zouden de bron van zulk een substraat kunnen zijn. Maar, de exkretie van het fytoplankton is sterk gebonden aan zijn fotosynthetische aktiviteit [Maksimova en Kuznetsova (1973); Maksimova (1974); Ignatiades (1973)].

Deze beschouwingen hebben zeer belangrijke konsekwenties i.v.m. de extrapolatie van de heterotrofe aktiviteit in de ruimte en de tijd.

Extrapolatie tot de ganse waterkolom

De produktie van de opgeloste organische stoffen door de aktieve exkretie van het fytoplankton vermindert waarschijnlijk met de diepte. Indien de *turnover* tijd van een organisch substraat gemakkelijk bruikbaar door de planktonische bakteriën, kleiner is dan de tijd nodig voor de vertikale menging van de waterkolom, dan kan hier een vertikale spreiding van de bakteriële aktiviteit het gevolg van zijn.

Enkele metingen, uitgevoerd om deze hypothese te testen, tonen inderdaad aan dat de ademhaling vaak zwakker is in de diepte (tabel 7).

Hier komt bij dat het effekt van de drukvermindering dat zich voordoet als de stalen uit de diepte aan boord gehaald worden de gemeten aktiviteit kan verhogen. Dit effekt zal echter de grootte-orde van het resultaat niet beïnvloeden, aangezien de metingen, uitgevoerd op 100 m diepte, 50 % geven van de waarden die aan boord bekomen worden van hetzelfde waterstaal [Wiersen en Jannasch (1974)].

Tabel 7

Metingen van de ademhaling in functie van de diepte van het genomen staal
 V_i initieel zuurstofverbruik in $\text{mmole O}_2/\text{m}^3 \cdot \text{u}$

Datum	Station	Diepte (m)	V_i
6-1-1975	20	0	1,0
		16	0,9
		32	0,3
3-2-1975	1	0	0,2
		4,5	0,8
		9	2,1
28-4-1975	18	0	1,8
		13	0,3
		26	0,1
28-4-1975	22	0	3,0
		10	1,0
		20	0,9
16-6-1975	22	0	0,8
		10	1,2
		20	0,8

Extrapolatie tot de ganse dag

De planktonische heterotrofe aktiviteit kan afhangen van diurnale variaties van de exkretie van het fytoplankton. Het voorkomen van een dagelijkse cyclus in de ademhaling van de bakteriën is inderdaad waargenomen in de Spuikom (zie tabel 3).

De extrapolatie tot 24 u van een hoge waarde op een bepaald ogenblik van de dag kan dus een grote fout tot gevolg hebben.

Om het kwantitatief verschil aan te tonen dat het gevolg is van de verschillende hypothesen voor een schatting van een gemiddelde heterotrofe aktiviteit per m^2 , hebben wij de gegevens van de initiële aktiviteiten van het zuurstof verbruik geextrapoleerd in de veronderstelling dat er een volledige binding zou zijn met de fotosynthetische aktiviteit (extrapolatie tot de euphotische zone en enkel tot de licht-periode in de dag).

Tabel 8

Totale planktonische ademhaling
Hypothese met minimale extrapolatie

Zone	1974
1S	67 g C/m ² .jaar
1N	130 "
2	190 "

Deze cijfers zijn zeker gebonden aan een extreme minimale hypothese, terwijl de cijfers van tabel 6 gebonden zijn aan de maximale hypothese.

Het is op het huidig ogenblik echter onmogelijk de waarden van de planktonische heterotrofe aktiviteit meer te preciseren.

6.2.- De rol van de planktonische bakteriën in de cyclus der materie in zee

Ondanks de enorme marge van onzekerheid die blijft bestaan bij de evaluatie van de aktiviteit der planktonische bakteriën, wijzen de bekomen resultaten in ieder geval op een heterotrofe mikrobiologische aktiviteit die veel groter is dan deze van het zooplankton.

Verder wijst deze enorme massa, voornamelijk opgelost organisch materiaal in de watermassa, met zijn korte *turnover* tijd [Seki *et al.* (1975)] op een belangrijke kringloop van produktie en verbruik van organisch materiaal, parallel aan de klassieke voedselketen fytoplankton-herbivoor zooplankton.

Dit veronderstelt noodzakelijk een produktieproces van organisch materiaal dat belangrijker is dan de primaire produktie zoals door ons gemeten. Deze zelfde tegenstrijdigheid tussen de resultaten van de primaire produktie-gegevens en de aktiviteit van de ademhaling van het plankton is door andere auteurs ook gevonden [bv. Banse (1974)].

We herinneren er nogmaals aan dat de produktie van de bakteriële biomassa een belangrijke bron van partikulair organisch materiaal vormt dat ter beschikking staat van het zooplankton.

Referenties

- BANSE, K., (1974). On the role of bacterioplankton in the tropical ocean, *Mar. Biol.*, 24, 1-5.
- BROCK, T.D., (1968). *Principles of microbial ecology*.
- FOGG, G.E., (1963). The role of algae in organic production in aquatic environments, *Br. phycol. Bull.*, 2, 195-205.
- GIESE, A.C., (1962). *Cell physiology*, 2nd ed.
- HEYDEN, D., MOERMANS, R., BOSSICART, M., (1974). C.I.P.S., Technical Report 1974/BIOL.01.
- HEYDEN, D., HECQ, J.H., MOERMANS, R., (1974). C.I.P.S., Technical Reports 1974/BIOL. 02 and 03.
- IGNATIADES, L., (1973). Studies on the factors affecting the release of organic matter by *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve in field conditions, *J. mar. biol. Ass.*, U.K., 53, 923-935.
- IGNATIADES, L. and FOGG, G.E., (1973). Studies on the factors affecting the release of organic matter by *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve in culture, *J. mar. biol. Ass.*, U.K., 53, 937-958.
- JOIRIS, C., (1973). C.I.P.S., Technical Report 1973/BACT. 08.
- JOIRIS, C., VANTHOMME, R. and FONCK, A., (1974). Planctonic heterotrophic bacteria : numbers and activity, C.I.P.S., Technical Report.
- KONOVALOVA, E.A., (1973). Productivity of bacterial plancton in the Amur Bay of the Sea of Japan, *Microbiology*, 42, 974-979.
- MAKSIMOVA, E.A., (1973). Annual dynamics of the vertical distribution of heterotrophic bacteria in Southern Baikal, *Microbiology*, 42, 469-474.
- MAKSIMOVA, I.V., (1974). Influence of CO₂ on the excretion of organic substances in darkness by *Chlorella pyrenoidosa*, *Microbiology*, 43, 25-28.
- MAKSIMOVA, I.V. and KUZNETZOVA, A.Ch., (1973). Dependence of the formation of organic substances liberated by cells of *chlorella pyrenoidosa* on the process of photosynthesis, *Microbiology*, 42, 865-870.
- MOMMAERTS, J.P., (1974). Production primaire en 1974 (1ère partie), C.I.P.S., Technical Report.

- MORITA, R.Y., GEESEY, G.G. and GOODRICH, T.D., (1974). Potential microbial contribution to the carbon dioxide system in the sea, in *Effect of the Ocean Environment on Microbial activities*, R.R. Colwell and R.Y. Morita, eds., 386-391.
- MORRIS, A.V. and FOSTER, P., (1971). The seasonal variation of dissolved organic carbon in the inshore waters of Menai Strait in relation to primary production, *Limnol. Oceanogr.*, 16, 987-989.
- PARSONS, T.R., (1963). Suspended organic matter in sea water, *Progress in Oceanogr.*, 1, 205-239.
- PODAMO, Jo., (1973). in Math. Modelsea (1973), Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for Exploration of the Sea, E19.
- SOROKIN, Yu.I., (1973). Data on biological productivity of the western tropical Pacific ocean, *Mar. Biol.*, 20, 177-196.
- WIERSEN and JANNASCH, (1974). Microbial transformations of some C¹⁴ labeled substrates on coastal water and sediment, *Microbial Ecology*, 1, 25-37.

Hoofdstuk VI

Meiobenthos in de zuidelijke Noordzee

Inleiding

Het kwantitatieve aspekt van onze benadering was noodzakelijkerwijs beperkt door een soms onvolledige bemonstering, de afhankelijkheid van andere onderzoeksteams en de uitgestrektheid van het onderzochte gebied waardoor de meeste punten slechts eenmaal of enkele malen konden bemonsterd worden.

De aldus bekomen schattingen zijn dan ook meestal niet betrouwbaar genoeg om zinvolle evaluaties van energieflex voor bepaalde monsterpunten te geven. In plaats daarvan stelden wij een globale benadering waarbij de gemeenschappen in zones werden ingedeeld en trachtten wij deze zones te karakteriseren aan de hand van de biomassa, de produktie en de respiratie van de gemeenschappen over een langere tijdsduur. Wij willen vooraf duidelijk stellen dat onze schattingen over de energiebehoeften van het meiobenthos steunen op gegevens die zeer onvolledig en fragmentair zijn. De voornaamste oorzaak hiervan is dat over produktie van het meiobenthos zo goed als niets bekend is en dat ook over de respiratie en de efficiëntie van de energetische processen slechts zeer weinig gegevens voorhanden waren.

1.- Trofische relaties in het meiobenthos

Een volledige literatuurstudie over de tot dan gekende trofische relaties tussen verschillende meiobenthische taxa werd door Coull (1973) verwezenlijkt. De door hem gegeven systematische voorstelling van voedselrelaties werd door ons overgenomen mits veranderingen volgens de zone en het weglaten van enkele groepen zoals Ostracoda, Gnathostomulida, Amphipoda, Rotifera en Tardigrada die niet belangrijk zijn in ons systeem, de Bivalvia werden aan het schema toegevoegd (fig. 1).

1.1.- Voeding

Volgens Fenchel (1970) en Hargrave (1970) zou niet de organische afval zelf maar wel de daarmee geassocieerde microbiota de voedselbron zijn in detritusrijke sedimenten; de zuiver zand meiofauna zou als basisvoedsel de organische bedekking van zandkorrels gebruiken (bakteria, fungi, microalgen, diatomeeën). Ook Protozoa en flagellaten dienen als voedselbron voor een gedeelte van de meiobenthische fauna, vooral voor nematoden [Fenchel (1969)]. Uiteraard zijn er verder de predatoren die zich voeden met meiobenthische organismen zelf. Veel soorten hebben een voorkeur voor een bepaalde samenstelling van de microbiota, zijn selectief en daardoor aangetrokken tot zanden waar bepaalde bacteriën groeien [Gray (1968); Gray en Johnson (1970)].

Gastrotricha, *Nematoda*, *Archiannelida*, *Oligochaeta* en *Harpacticoida* voeden zich voornamelijk met de hierboven vermelde energiebronnen, evenals sommige *Turbellaria*, *Halacarida* en *Polychaeta*. Deze laatste drie groepen zijn echter overwegend carnivoor en gebruiken de meeste meiobenthische taxa als voedselbron. Carnivore nematoden voeden zich met andere nematoden, Oligochaeta e.a. *Halammohydra* voedt zich vooral met nematoden en harpacticoiden [Clausen (1971)]. Bivalvia, juveniele macrobenthische vormen, voeden zich gewoonlijk op dezelfde manier als volwassen dieren en zijn substraateters of nemen in het water gesuspendeerd materiaal op.

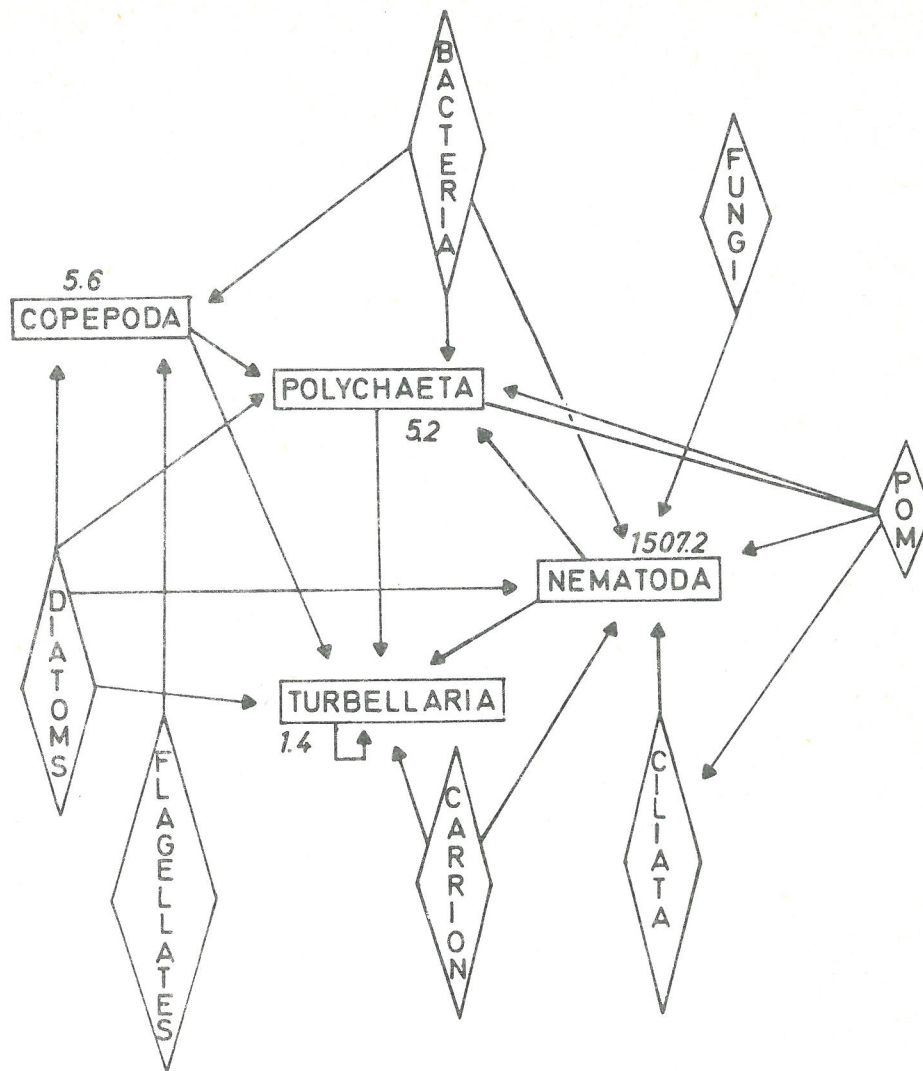


fig. 1a.

Trofische relaties tussen de diverse taxa
Zone A

◇: voedselbronnen van het meiobenthos; □: consumenten van het meiobenthos. De cijfers geven de gemiddelde biomassa weer (mg/m^2 drooggewicht) over de vijf jaar van de diverse taxa; de groepen die een gemiddelde biomassa van $0,5 \text{ mg}/\text{m}^2$ niet overschrijden worden weggelaten.

1.2.- Predatoren van de meiofauna

Een gedeelte van het meiobenthos dat niet door meiobenthische predatoren zelf wordt geconsumeerd of afsterft wordt door de macrofauna als voedselbron gebruikt. Het is echter onmogelijk te schatten welk gedeelte van de totale produktie naar de macrofauna gaat.

De voornaamste predatoren zouden polychaeten en dan vooral nereïden zijn [Muus (1967); Tietjen (1969); Coull (1970)], *Crangon*

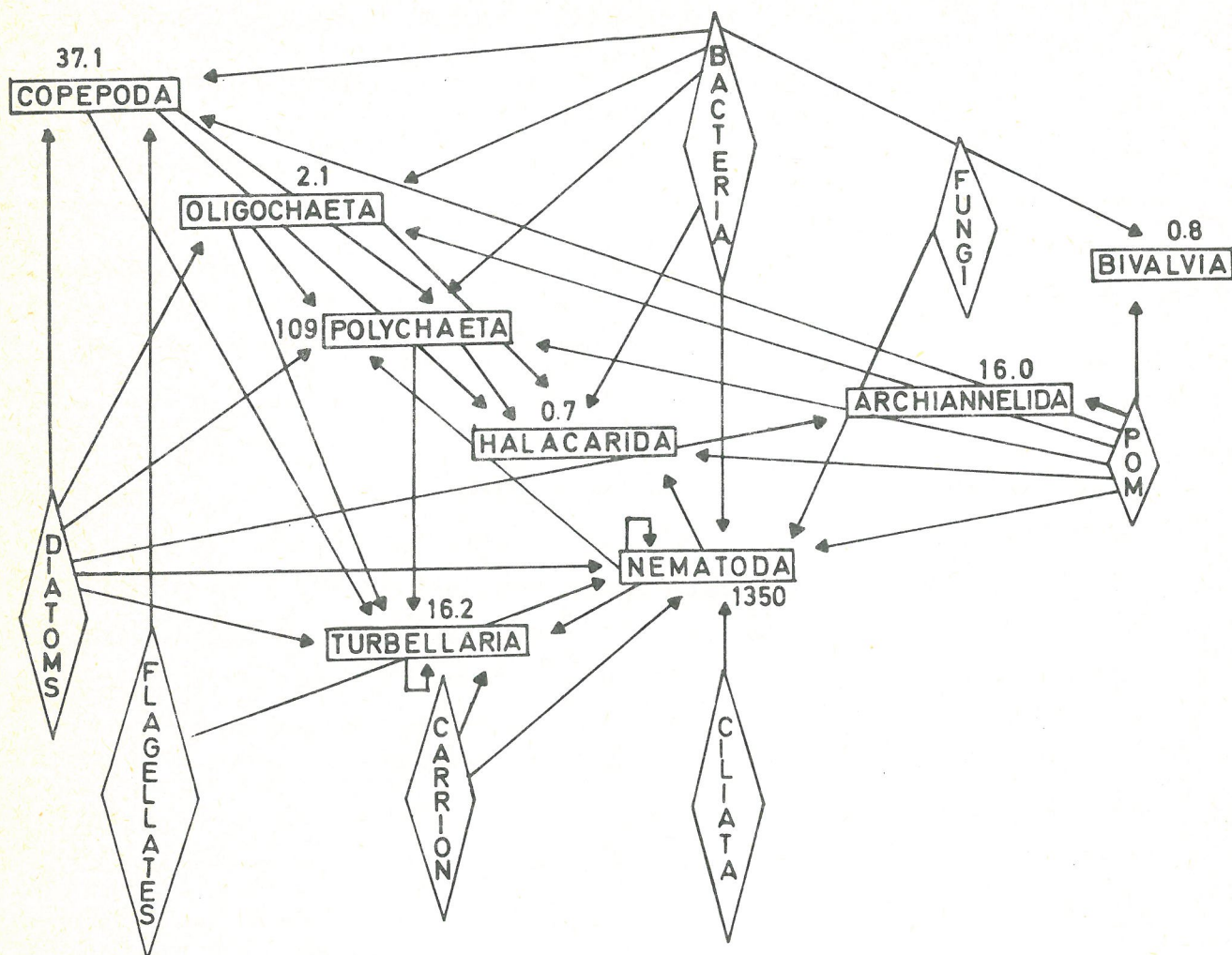


fig. 1b.

Trofische relaties tussen de diverse taxa
Zone B

crangon, *Carcinides maenas* en een aantal vissen, o.a. *Platichthys flesus* en andere platvissen, en *Pomatoschistus*-soorten [Bregnballe (1961); McIntyre en Murison (1973)].

In het door ons onderzochte gebied schijnt de voornaamste predator *Nephtys cirrosa* te zijn in zones B en C en het noordelijk gedeelte van zone A en *Nephtys hombergii* in zone A voor de belgische kust.

Meiofauna werd aangetroffen in de darmtractus van *Hesionura augeneri* (harpacticoiden en nematoden), *Exogone hebes* (harpacticoiden), *Glycera capitata* (harpacticoiden, nematoden en interstitiële polychaeten),

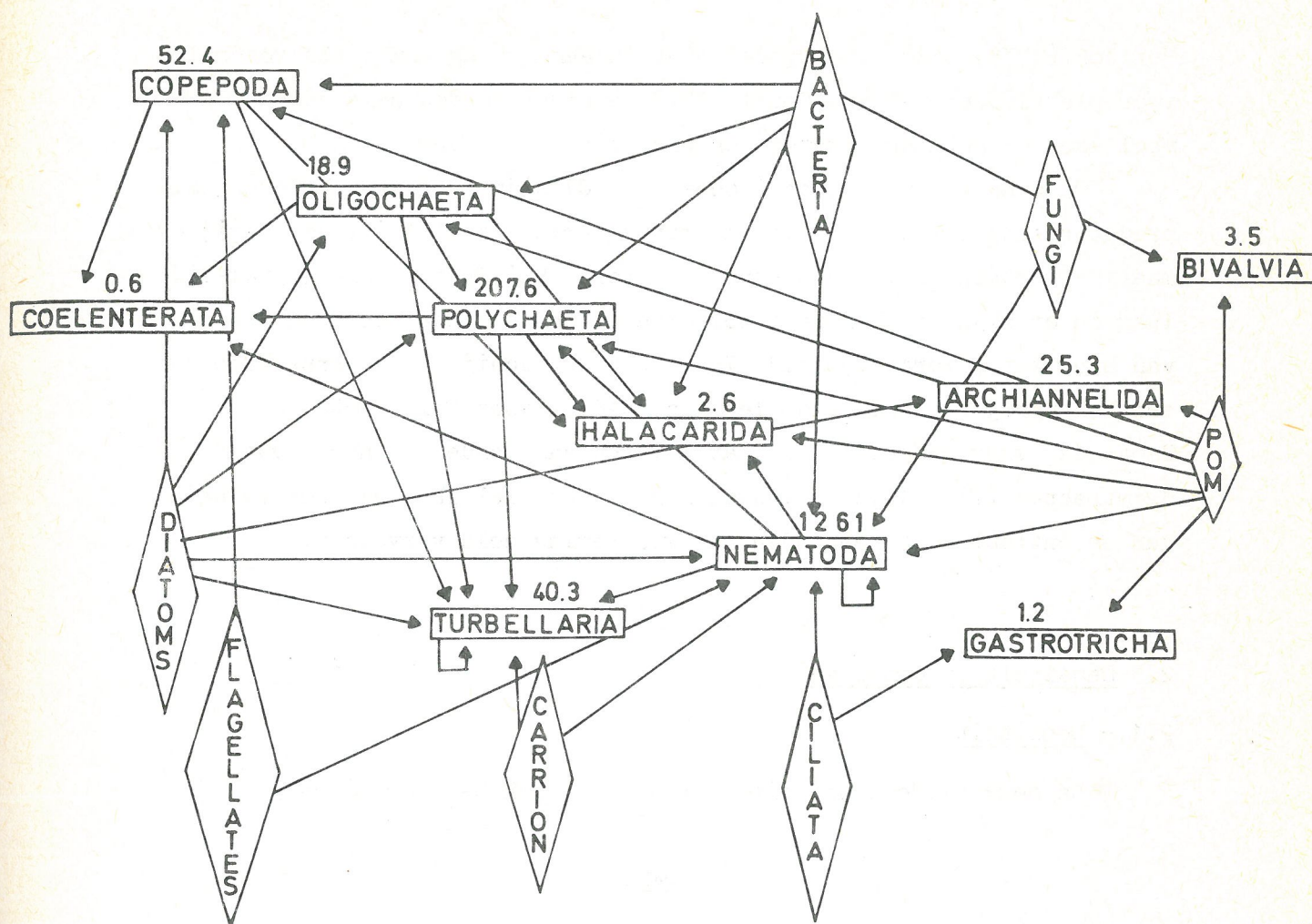


fig. 1c.

Trofische relaties tussen de diverse taxa
Zone C

Aricidea minuta (nematoden), *Scololepis bonnieri* (harpacticoiden ?) en *Pectinaria koreni* (harpacticoiden) (Govaere, pers. med.).

De eenvoudige trofische keten in zone A (fig. 1a) wordt complexer met toenemende diepte en in zandig milieu. In de kustzone maken meio-benthische predatoren ook onder de nematoden zelf slechts een zeer gering gedeelte van de fauna uit. Hoofdzakelijk *Nephtys hombergii* en eventueel *Crangon crangon* moeten in deze zone als de belangrijkste predatoren op de meiofauna beschouwd worden. Volgens Bregnballe (1961) en McIntyre en

Murison (1973) zouden nematoden niet in aanmerking komen als voedsel voor platvissen, volgens Coull (1973) evenwel worden nematoden door veel meer organismen gegeten dan algemeen wordt aangenomen.

Op zandige substraten (zones B en C) zijn Hydrozoa, Halacarida, predatorische Nematoda en vooral Turbellaria kwantitatief belangrijker, maar het procent meiobenthische predatoren blijft toch altijd tamelijk laag en er zijn geen grote schommelingen in de aantallen Hydrozoa zoals van brak water wordt vermeld. In deze zones schijnen de Harpacticoida een belangrijkere rol te spelen als voedsel voor Polychaeta dan de Nematoda, voortgaande op de waarnemingen aangaande de inhoud van de darmtractus (fig. 1b,c). Evenwel kan de gemakkelijker verteerbaarheid van de cuticula der Nematoden het waarnemingbeeld vervalsen.

2.- Densiteit en biomassa

2.1.- Densiteit

De gemiddelde densiteit over alle stalen bedraagt (ind./m²) :

Tabel 1

	Zone A	Zone B	Zone C	Gem.
Hydrozoa	0	477	1138	938
Turbellaria	579	6889	20915	17149
Gastrotricha	0	1273	6500	5277
Nematoda	1196200	1071450	962950	1001030
Polychaeta	224	8713	10882	9025
Archannelida	12	2461	4649	3889
Oligochaeta	2	136	1539	1221
Bivalvia	48	488	2566	2065
Harpacticoida	1808	105900	62850	59890
Halacarida	9	216	1072	863
TOTAAL	1198900	1198011	1075100	1101200

Uit deze tabel blijkt dat de totale densiteit zeer weinig verschilt van zone tot zone. De nematoden zijn uitgesproken dominant, gevolgd door de Harpacticoida en de Turbellaria.

De totale densiteit van de meiofauna per zone en per jaar wordt weergegeven in onderstaande tabel (ind./m²) :

Tabel 2

	Zone A	Zone B	Zone C	Gem.
1971 (Zomer)	933700	1738800	1640200	1566700
1972	1181600	2735200	1339500	1457800
1973	1261000	774100	852200	892600
1974	1092100	761000	765300*	803300
1975 (Winter)	1129300	622600	718400	757400

* indien nematoden 85 % van de fauna uitmaken.

2.2.- Biomassa

2.2.1.- Bepaling van de biomassa

Om uit de densiteiten de biomassa af te leiden werd het gemiddeld drooggewicht per individu berekend. Dit gebeurde op een verschillende manier naargelang de systematische groep.

a) Harpacticoida

De meest voorkomende soorten werden gewogen. Het aantal gewogen individuen varieert van 20 tot 300 naargelang de soort.

Halectinosoma herdmanni : 2,23 µg

Halectinosoma herdmanni : ♀ met eieren (gem. 12,3 eieren) : 5,20 µg

Halectinosoma sarsi : 8,40 µg

Canuella perplexa : 4,45 µg

Leptastacus laticaudatus : 0,23 µg

Ameira cf. pusilla : 0,21 µg

Arenopontia curvicauda : 0,23 µg

Arenosetella germanica : 0,63 µg

Psammotopa phyllosetosa : 1,32 µg

Van andere soorten werd het gewicht geschat rekening houdend met de lengte en de vorm.

De biomassa's van elke soort voorkomend op één representatief station per zone in elk van de drie zones (M01 in zone A, M11 in zone B en M20 in zone C) werden bepaald aan de hand van de hierboven gegeven individuele biomassa's. De gemiddelde jaarlijkse densiteiten en biomassa's werden gesommeerd over het aantal soorten en het quotiënt van deze sommen geeft ons het individueel gemiddeld gewicht van een "typische" harpacticoide uit elk van de drie zones (zie tabellen 12, 13, 14) :

Zone A : 3,08 µg
Zone B : 1,04 µg
Zone C : 0,35 µg .

Deze gemiddelden werden gebruikt bij alle verdere biomassaberekeningen uitgaande van totale densiteiten van harpacticoiden op de verschillende stations.

b) Nematoda

Een aantal nematoden werden per soort gewogen :

Sabatieria cupida adult : 3,03 µg
Sabatieria cupida juveniel : 0,49 µg
Richtersia inaequalis : 2,09 µg
Enoploides spec. : 1,10 µg
Chromadoride : 1,10 µg
Araeolaimide : 0,31 µg
Metachromadora spec. : 1,29 µg .

Deze specifieke gewichten werden evenwel niet in de biomassabepalingen van de gemeenschap gebruikt daar de enorme diversiteit van de nematoden accurate schattingen gebaseerd op deze gewichten onmogelijk maakt. In plaats daarvan werd de volgende procedure toegepast : uit 28 stalen afkomstig van de drie zones werden systematisch de eerste honderd nematoden genomen die in het telbakje werden aangetroffen. Het gemiddeld gewicht van deze 100 nematoden werd als representatief voor het staal aanzien. De gemiddelde gewichten van alle stalen per zone zijn :

Zone A : 1,32 μg
Zone B : 1,24 μg
Zone C : 1,24 μg .

Het geringe verschil tussen zone A en beide andere zones werd niet significant bevonden. Daarom werd voor alle stalen een gemiddeld gewicht van 1,26 μg drooggewicht per individu aangenomen.

c) Polychaeta

Bij de bepaling van het gemiddeld gewicht van meiobenthische polychaeten werd evenals bij de harpacticoiden rekening gehouden met de soortensamenstelling van de gemeenschap. De kleinste, dominante mixobenthische larven in zone A en zone B behoren tot *Anaitides mucosa* (1,6 mm = 6,0 μg ; 2,8 mm = 10,0 μg) , *Eumida sanguinea* (0,5 - 1 mm = 5,0 μg ; 1 - 1,5 mm = 18 μg) en *Lanice conchilega* (3,5 - 4 mm = 74 μg) . Dit geeft voor beide zones een gemiddeld gewicht van 23 μg drooggewicht per individu.

In zone C zijn de dominante interstitiële vormen *Exogene naidina* en *E. hebes* (1,3 mm = 14 μg) en *Hesionura augeneri* (4 mm = 11 μg) . Dit geeft een gemiddeld drooggewicht van 12,5 μg per individu in zone C.

d) Archannelida

Polygordius spec. : 5,0 μg
Saccocirrus spec. : 11,5 μg
Protodriloides spec. en juveniele *Protodrilus* : 3,0 μg .

e) Andere taxa

Deze werden per groep gewogen :

Hydrozoa (*Halammohydra*) : 0,65 μg (?)
Gastrotricha (grote soorten) : 0,22 μg
Turbellaria : 2,35 μg
Oligochaeta : 15,5 μg
Bivalvia (ongeveer 1 mm) : 1,68 μg
Halacarida : 3,0 μg .

2.2.2.- De biomassa per zone en per groep

De biomassa van de verschillende taxonomische groepen per zone, berekend als gemiddeld over de winter- en de zomerstalen afzonderlijk, wordt weergegeven in tabel 15 en figuren 2a tot j.

a) Hydrozoa (fig. 2a)

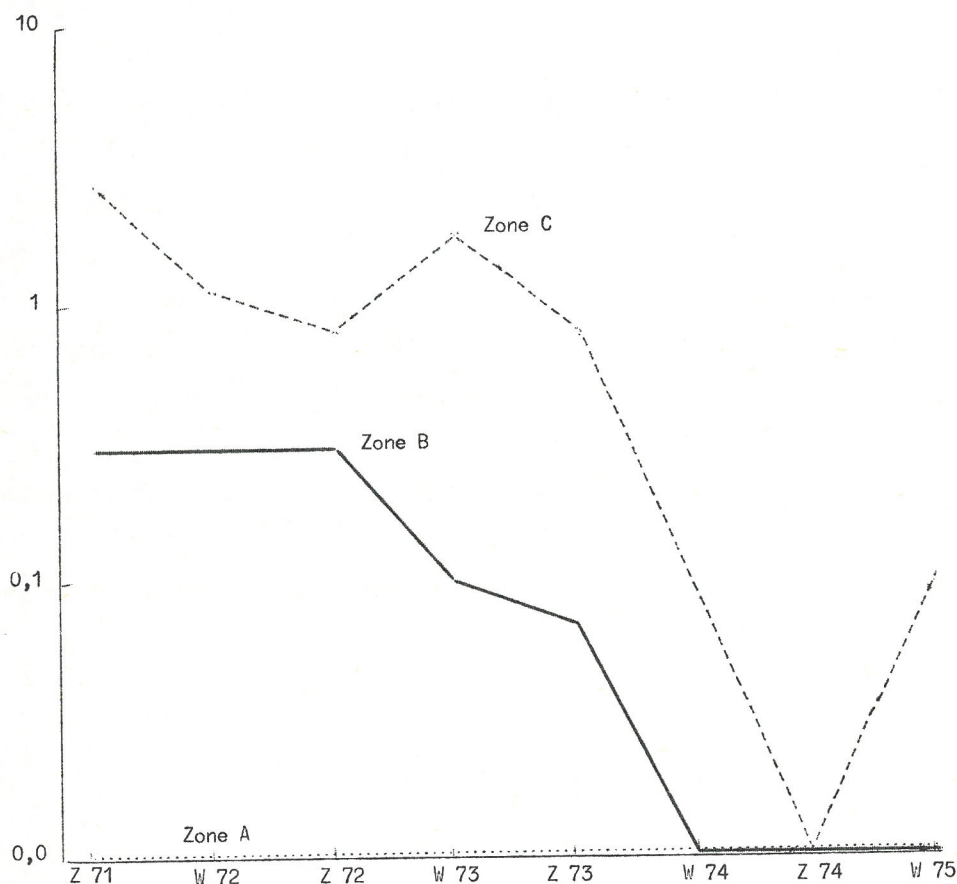


fig. 2a.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) per zone gedurende winter- en zomermaanden (1971-1975)
a.- Hydrozoa

Deze groep ontbreekt in zone A en in zone B vanaf de winter 1974. De biomassa is het grootst in zone C. In de zomer 1974 zijn er geen Hydrozoa aanwezig op punt M20 dat het enige is uit zone C waarvan de stalen werden verwerkt.

b) Turbellaria (fig. 2b)

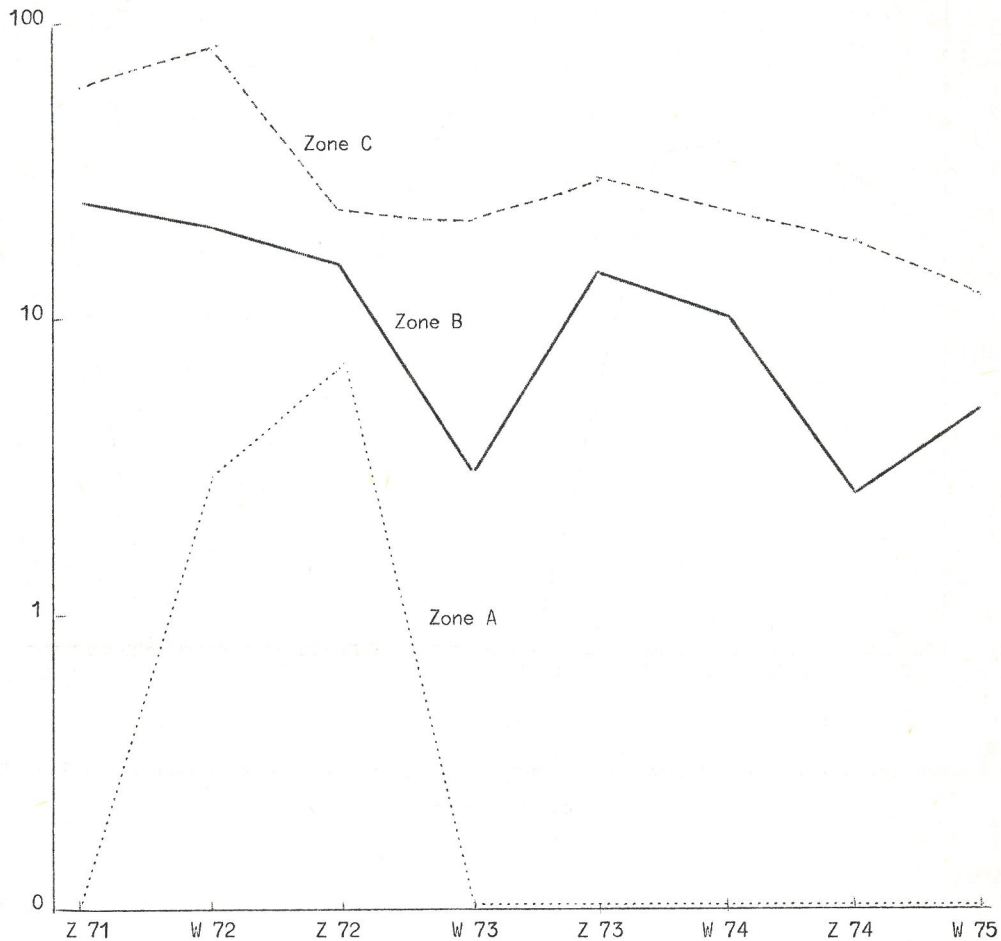


fig. 2b.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) per zone gedurende winter- en zomermaanden (1971-1975)
b.- Turbellaria

De biomassa van deze groep is het grootst in zone C, kleiner in zone B en het kleinst in zone A. Alleen in 1972 komt de groep in zone A voor. De biomassa's zijn tamelijk stabiel doorheen de tijd.

c) Gastrotricha (fig. 2c)

De biomassa is het grootst in zone C, waar de groep ontbreekt op punt M20 in de zomer 1974. In zone B komt de groep voor tot en met de zomer 1972 en ontbreekt nadien.

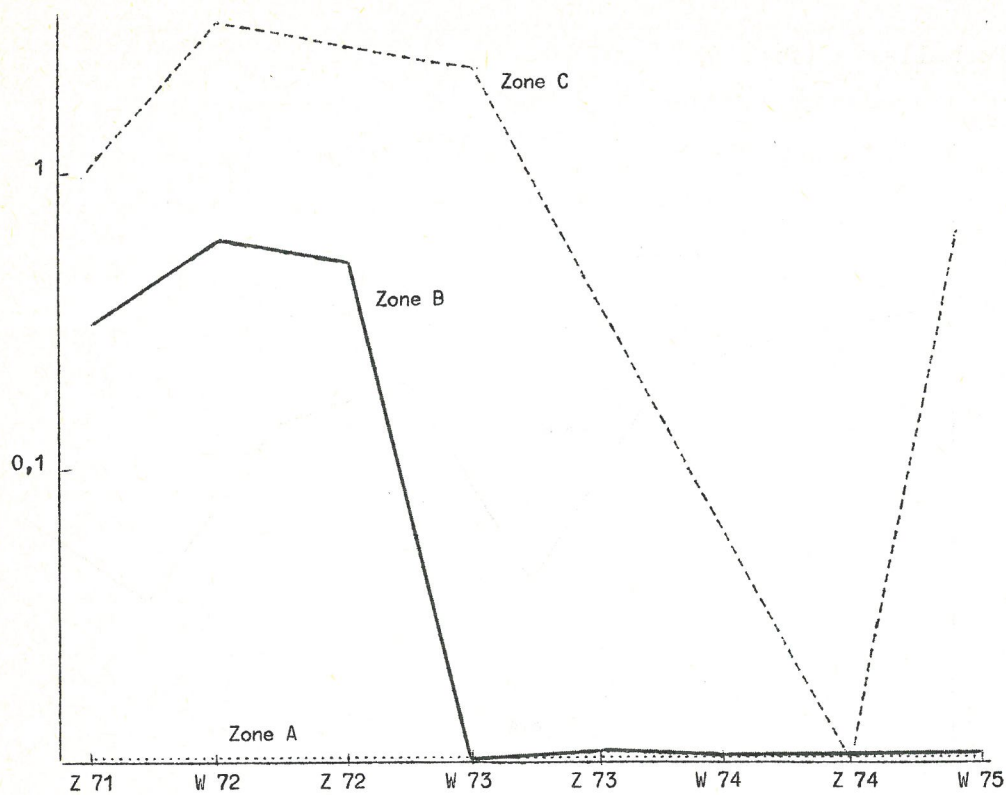
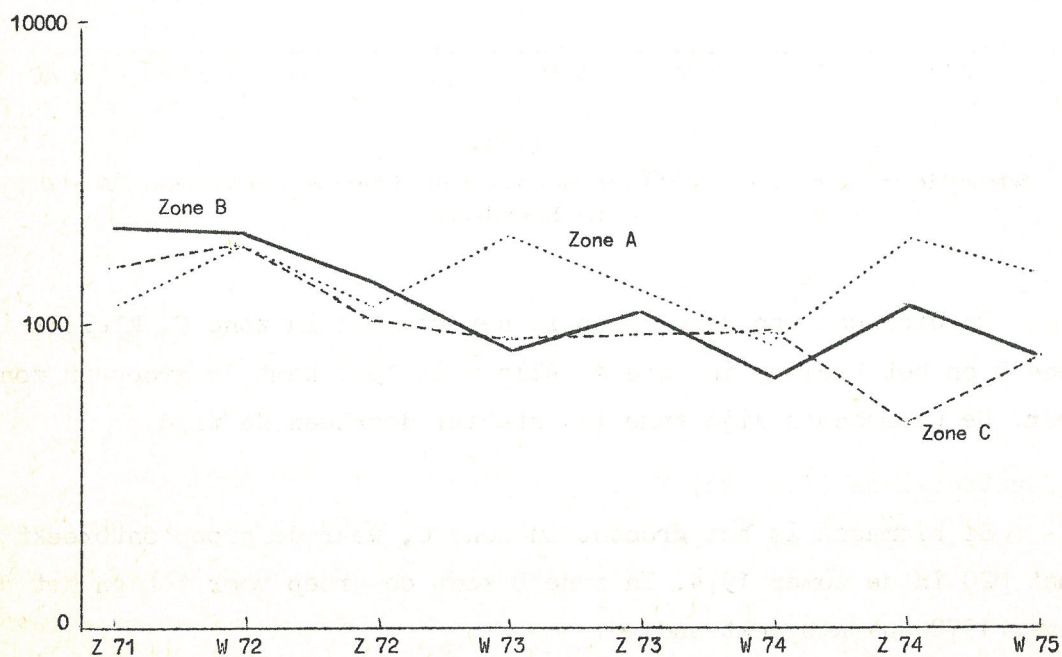


fig. 2c.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) per zone gedurende winter- en zomermaanden (1971-1975)
c.- Gastrotricha



d.- Nematoda

d) Nematoda (fig. 2d)

Dit is de enige groep waarvoor er geen duidelijk verschil bestaat tussen de biomassa's van de verschillende zones. In de laatste jaren blijkt zone A vrijwel steeds de grootste biomassa te vertonen. Schommelingen in de biomassa zijn niet erg uitgesproken. De winterwaarde is wel steeds lager dan de zomerwaarde ervoor.

e) Polychaeta (fig. 2e)

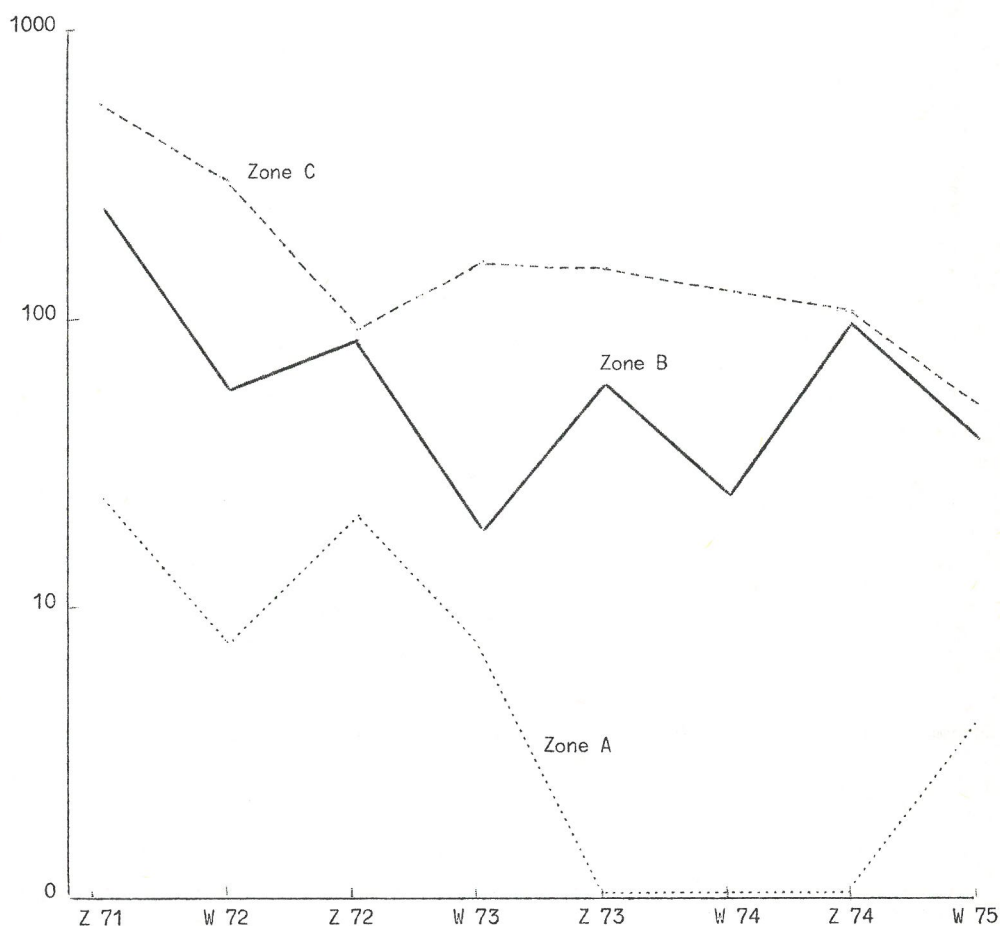


fig. 2e.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) per zone gedurende winter- en zomermaanden (1971-1975)
e.- Polychaeta

De biomassa is steeds het grootst in zone C, kleiner in zone B en het kleinst in zone A. De schommelingen zijn het minst uitgesproken in zone C. In zone B zijn de winterwaarden steeds lager dan de zomerwaarden ervoor.

f) Archannelida (fig. 2f)

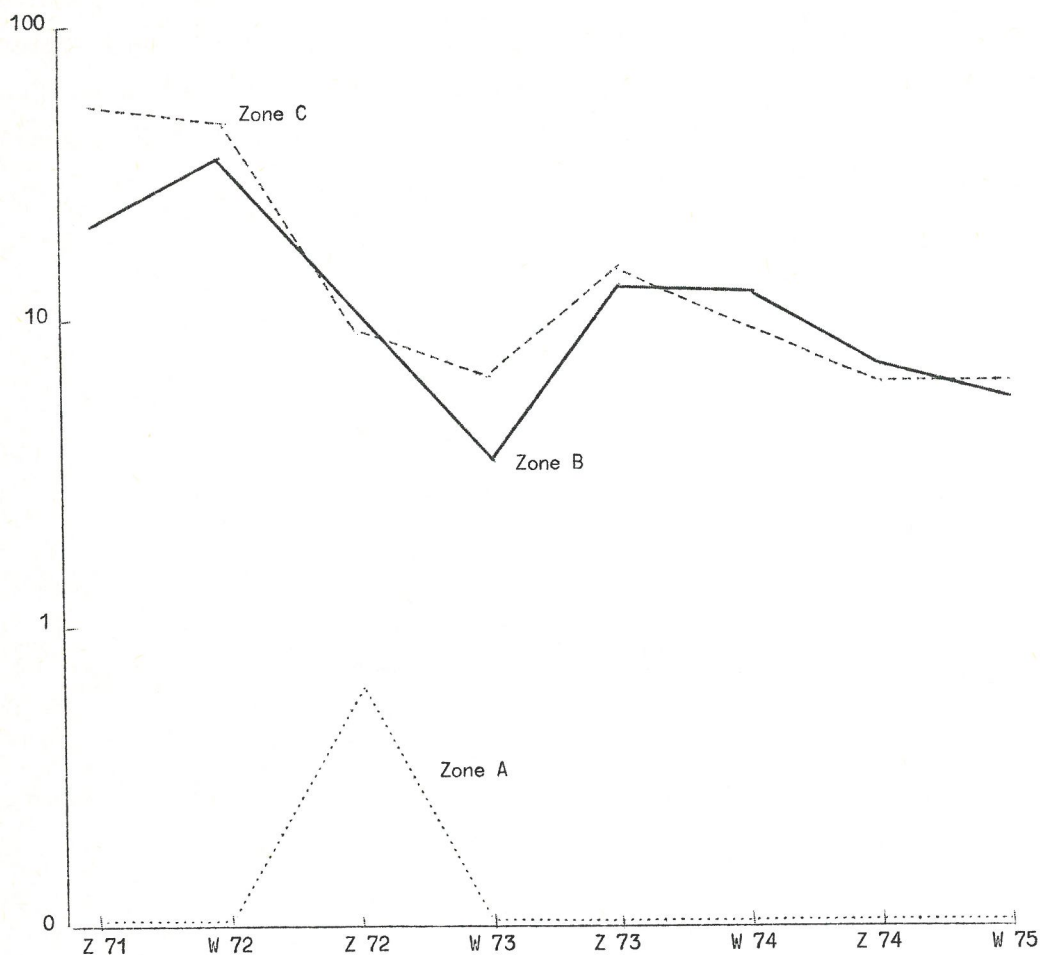


fig. 2f.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) per zone gedurende winter- en zomermaanden (1971-1975)
f.- Archannelida

Hier bestaat vrijwel geen verschil tussen de biomassa's van zones B en C. In zone A komt de groep alleen in de zomer 1972 voor, waarbij zich ook hier de vraag stelt of dit geen verkeerd beeld is tengevolge van de meer uitgebreide staalname gedurende dat jaar.

g) Oligochaeta (fig. 2g)

Ook hier is de biomassa het grootst in zone C. In zone A ontbreekt de groep vrijwel altijd. Er zijn zeer uitgesproken schommelingen in de biomassa, zonder duidelijk patroon.

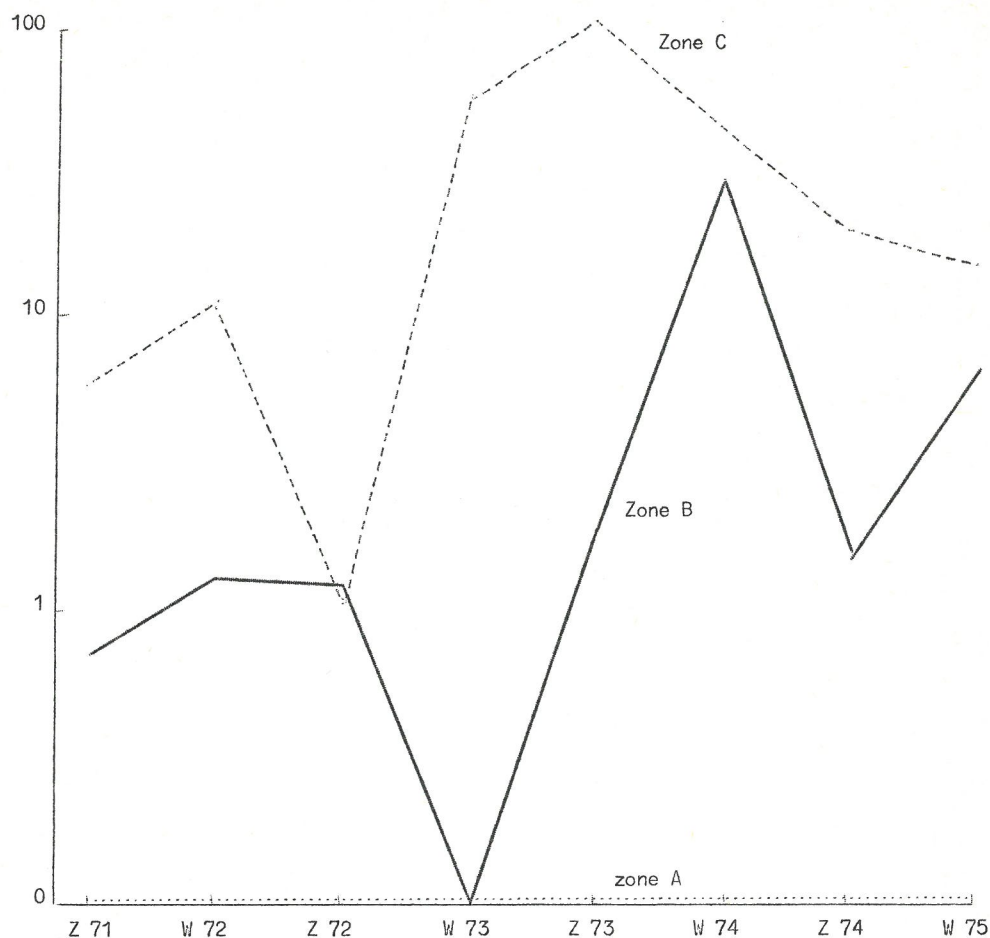


fig. 2g.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) per zone gedurende winter- en zomermaanden (1971-1975)
g.- Oligochaeta

h) Bivalvia (fig. 2h)

De biomassa is vrijwel steeds het grootst in zone C, kleiner in zone B en het kleinst in zone A. In zone A ontbreekt de groep vanaf de winter 1973, in zone B vanaf de winter 1974. In de zomer 1974 zijn geen Bivalvia aanwezig op punt M20 van zone C.

i) Harpacticoida (fig. 2i)

De biomassa is opnieuw het grootst in zone C, kleiner in zone B en het kleinst in zone A, dit ondanks het feit dat de zwaarste soorten in zone A voorkomen. In de zones A en B zijn de schommelingen doorheen

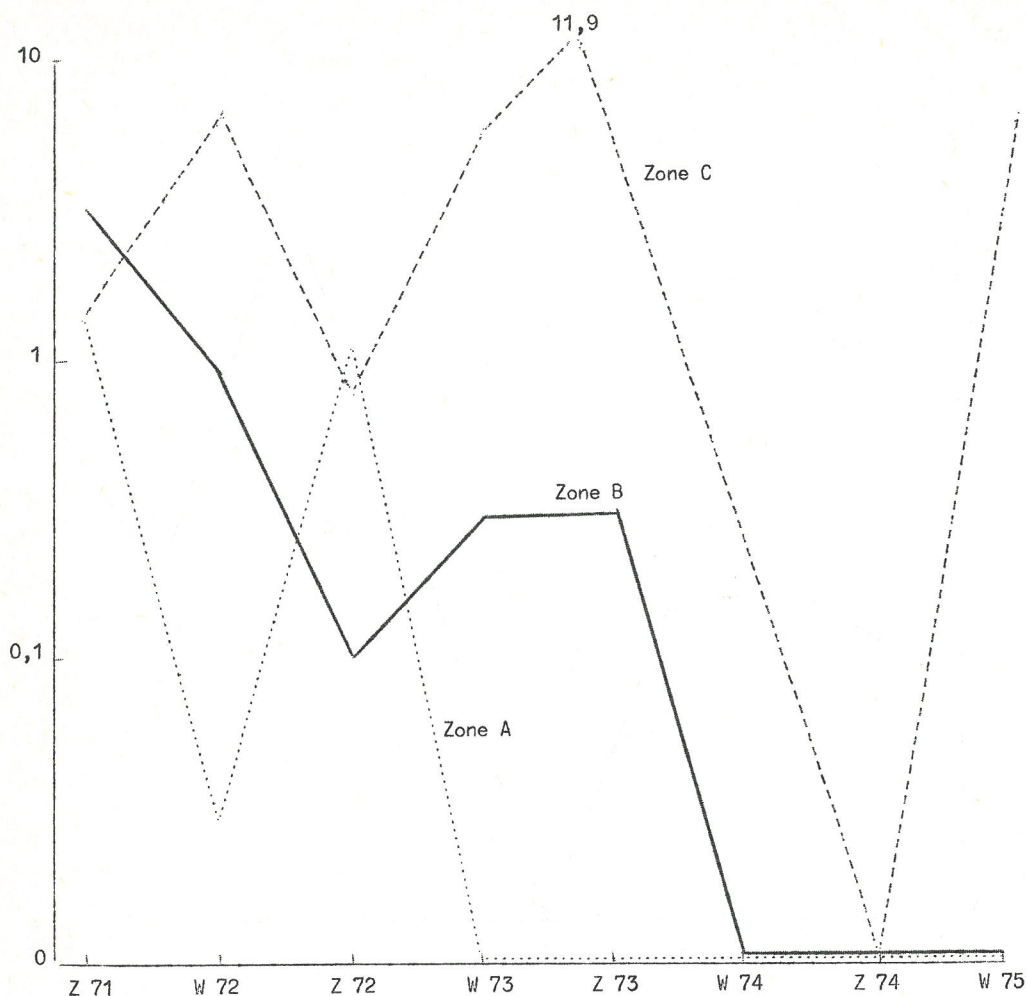


fig. 2h.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) per zone gedurende winter- en zomermaanden (1971-1975)
h.- Bivalvia

de jaren identiek van vorm, in zone C blijkt de groep stabielere biomassa's te vertonen dan in beide andere zones.

j) Halacarida (fig. 2j)

In deze groep is opnieuw de biomassa het grootst in zone C. In zone A komt de groep alleen voor in de zomer 1972, wat, zoals bij de Archiannelida, een gevolg van de meer uitgebreide staalname gedurende dat jaar kan zijn. In zone B verdwijnt de groep vanaf de zomer 1973.

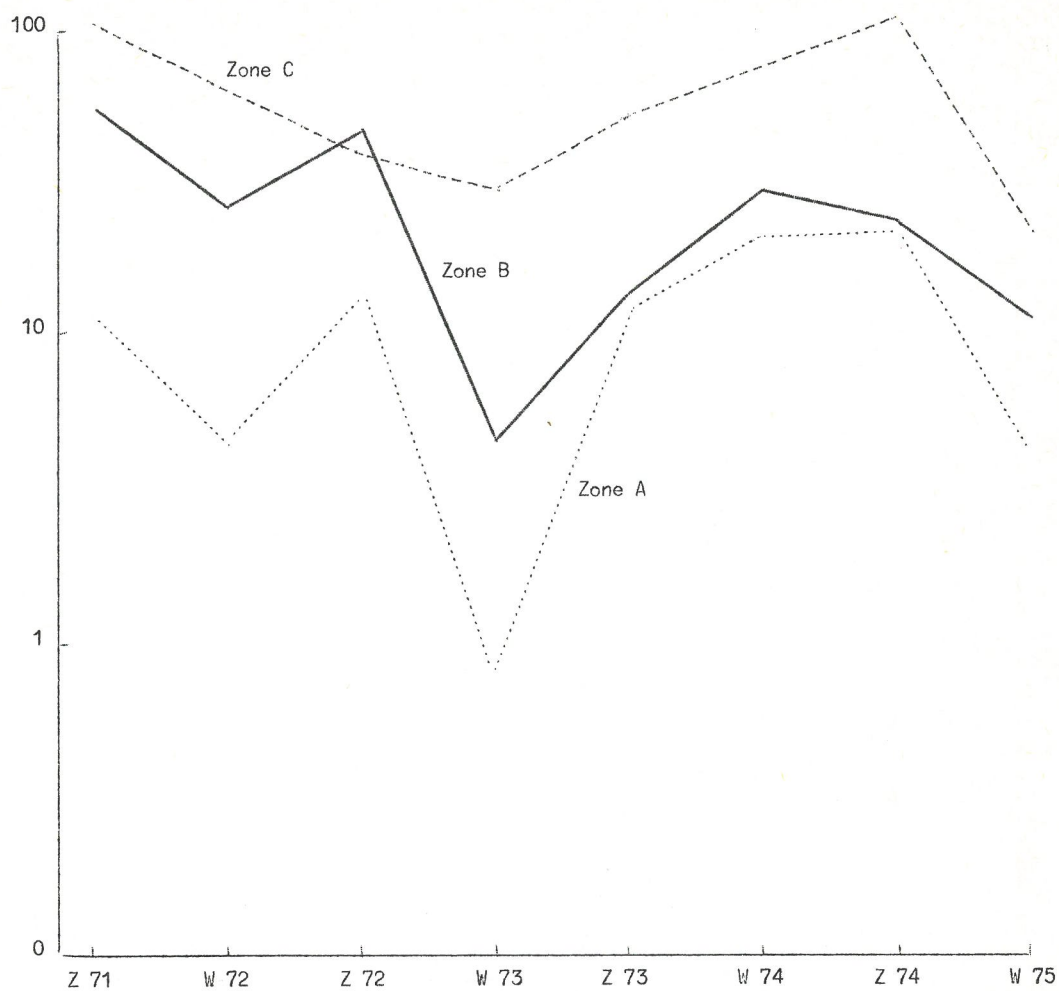


fig. 2i.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) per zone gedurende winter- en zomermaanden (1971-1975)
i.- Harpacticoida

2.2.3.- Totale biomassa van het meiobenthos

Tabel 3

	Zone A	Zone B	Zone C	Gem.
1971 (Zomer)	1206	2442	2370	2240
1972	1510	1811	1773	1746
1973	1596	1024	1217	1243
1974	1386	1042	964*	1022
1975 (Winter)	1427	837	916	969

* indien de nematoden 85 % van de biomassa uitmaken

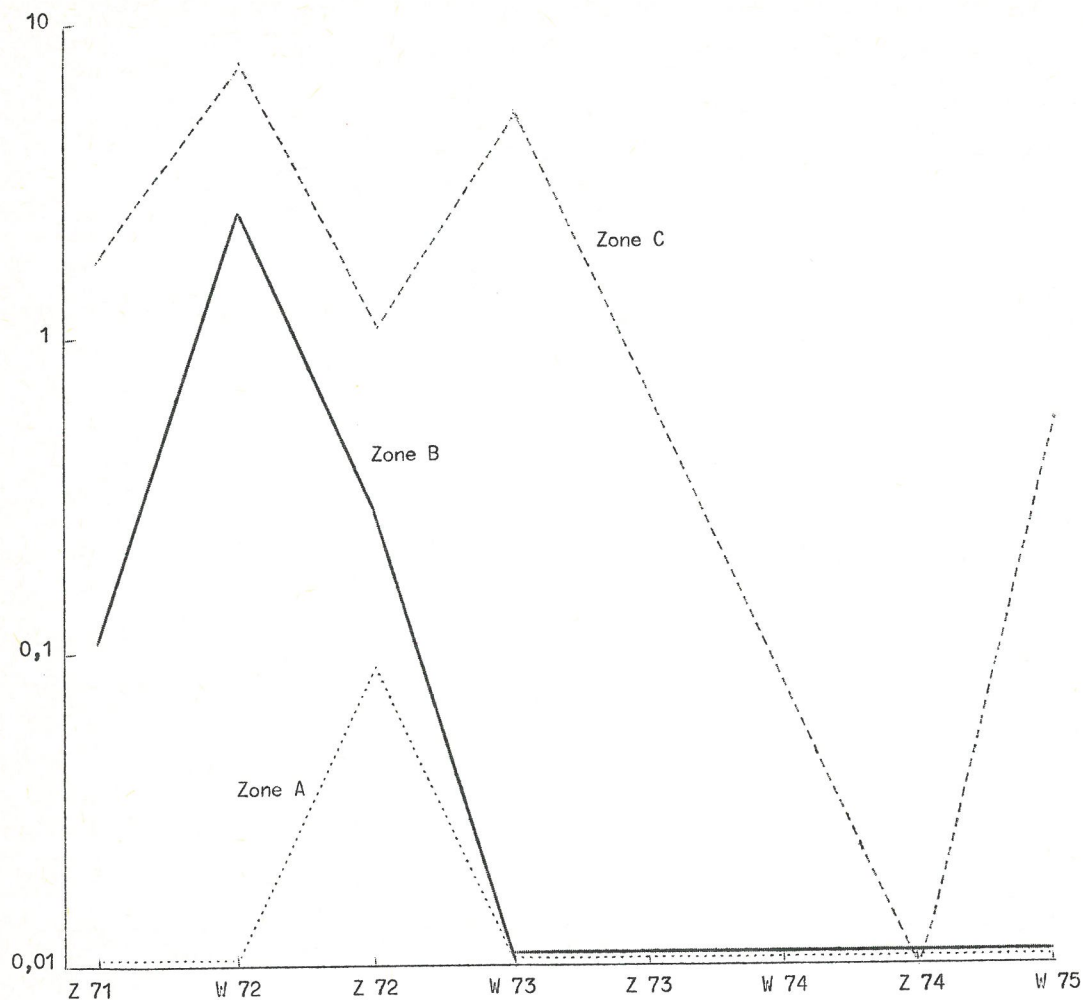


fig. 2j.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) per zone gedurende winter- en zomermaanden (1971-1975)
j.- Halacarida

De totale biomassa van het meiobenthos (mg/m^2) per zone en per jaar wordt weergegeven in tabel 3.

Door het grote overwicht van de nematoden vertoont de totale biomassa van het meiobenthos ongeveer hetzelfde beeld als dat van de nematoden afzonderlijk. Er is vrijwel geen verschil tussen zones B en C. In deze beide zones daalt de biomassa gedurende de tijd, in de kustzone A daarentegen bestaat er een trend tot stijgende biomassa (fig. 3).

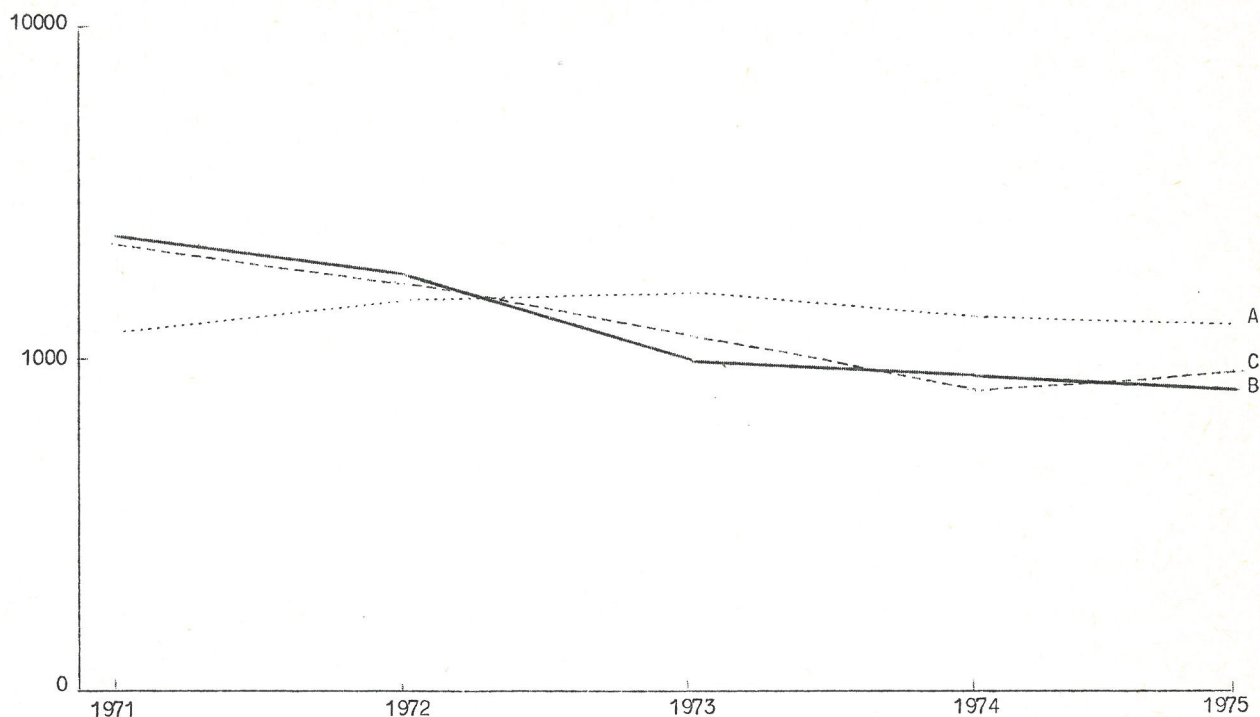


fig. 3.

Schommeling van totale meiobenthische biomassa (mg/m^2) in de drie zones vanaf zomer 1971 tot winter 1974-75

2.2.4.- Gemiddelde biomassa van meiobenthische groepen

Tabel 4

(mg/m^2)

	Zone A	Zone B	Zone C	Gem.
Hydrozoa	0	0,3	0,7	0,6
Turbellaria	1,4	16,2	49,2	40,3
Gastrotricha	0	0,3	1,4	1,2
Nematoda	1507,2 (99 %)	1350,0 (88 %)	1213,3 (74 %)	1261,3
Polychaeta	5,2	108,9	250,3	207,6
Archiannelida	0,1	16,0	30,2	25,3
Olygochaeta	0,03	2,1	23,9	18,9
Bivalvia	0,1	0,8	4,3	3,5
Harpacticoida	5,6	37,1	65,4	52,4
Halacarida	0,03	0,7	3,2	2,6
TOTAAL	1519,5	1532,4	1641,9	1613,6

2.3.- Bespreking van densiteit en biomassa

De gemiddelde densiteit van het meiobenthos zoals die tijdens dit onderzoek in de zuidelijke Noordzee werd aangetroffen vertoont waarden die vergelijkbaar zijn met deze gevonden door andere auteurs in analoge gebieden. Ook de algemene dominantie van de nematoden gevolgd door de harpacticoiden is een verschijnsel dat door vrijwel alle auteurs wordt vermeld.

Van de noordelijke Noordzee vermeldt McIntyre (1964) densiteiten van 1845000 nematoden per m^2 van de Fladen Grounds (- 146 m) en van 853000 nematoden per m^2 van Loch Ewe (- 110 m). Meer zuidelijk vond Stripp (1969) op vijf stations met diepten tussen 16 en 49 m nabij Helgoland tussen 100000 en 1600000 individuen per m^2 . De aantallen waren minimaal rond maart-april, maximaal rond september. De hoogste aantallen werden aangetroffen op twee stations met homogeen fijn zand (1000000 en 13113000 individuen per m^2 in de zomer, 585000 en 911000 individuen per m^2 in de winter). Voor de kust van Northumberland (- 80 m) vonden Warwick en Buchanan (1970) tussen 184000 en 815000 nematoden per m^2 in zeer fijn zand met een hoog percentage slib.

Van de westkust van Schotland vermelden McIntyre en Murison (1973) tussen 2446000 en 4320000 individuen per m^2 in het sublittoraal op bodems van fijn zand tussen 0 en 7 m diepte. In deze gemeenschap wordt een aanzienlijk deel van de fauna uitgemaakt door interstitiële harpacticoiden, die in onze kustzone volledig ontbreken.

Van de Baltische zee zijn veel gegevens bekend. Zo vonden Scheibel en Noodt (1975) bij Kiel op grof zand 380000 individuen per m^2 , op gemiddeld tot fijn zand 560000 tot 623000 individuen per m^2 , op fijn zand 471000 tot 1478000 individuen per m^2 en op modderbodems 760000 individuen per m^2 . Muus (1967) vond densiteiten rond 1400000 nematoden per m^2 in mesohalien brak water en Arlt (1973) vond gemiddeld 150000 individuen per m^2 in de oligohaliene waters van de Greifswalder Bodden, met maximum in juli en een minimum in april. Meer noordelijk vermelden Nyholm en Olsson (1973) lage densiteiten van 150000 tot 453000 individuen per m^2 uit een estuarium

met een substraat van klei of zandige klei van de Zweedse westkust. Elmgren (1975) vond 4000000 individuen per m^2 , waarvan 90 % nematoden, in de Baltische zee nabij de Zweedse kust. In zuidelijk Finland vonden Elmgren en Ganning (1974) een gemiddelde densiteit van 2195000 individuen per m^2 , waarvan 1540000 nematoden.

Ook de Middellandse zee is de laatste jaren goed onderzocht. Op modderbodems vonden Guille en Soyer (1968) 252000 individuen per m^2 in kustgebieden nabij Banyuls, op diepten van 50 m liep de densiteit terug tot 64000 individuen per m^2 . Latere studies laten evenwel vermoeden dat deze densiteiten te lage schattingen zijn. Zo vond Soyer (1971) in de kustzone (0 - 10 m) een totale densiteit van 604000 individuen per m^2 in de *Canuella perplexa* - *Halectinosoma herdmanni* gemeenschap, waaronder 58 % nematoden. Voor de kust van Marseille, in een gepollueerd gebied, vond Vitiello (1968) gemiddeld 2562000 individuen per m^2 , waarvan 97 % nematoden. Boucher (1972) vermeldt eveneens hogere waarden, tot 4480000 individuen per m^2 op 18 m diepte bij Banyuls, waarvan 82 % nematoden. Bovée en Soyer (1974) vonden een gemiddelde van 4949000 individuen per m^2 , waarvan 80 - 93 % nematoden, dit eveneens te Banyuls.

Andere gebieden zijn minder goed onderzocht. Langsheen de Amerikaanse oostkust is vooral het pionierswerk van Wieser (1960) en het onderzoek van Tietjen (1969) te vermelden. Wieser (1960) trof tot 1800000 nematoden per m^2 aan in Buzzard Bay. Tietjen (1969) vond in estuaria langsheen de kust van New England in detritusrijk zand en modder densiteiten tussen 1184000 en 5163000 individuen per m^2 , waarvan gemiddeld 83 % nematoden. In de Zwarte Zee vonden Bacescu *et al.* (1965) 421000 nematoden per m^2 . In de Adriatische zee, in een gepollueerd gebied, vonden Marcotte en Coull (1974) tussen 25000 en 525000 individuen per m^2 in de zomer, tussen 215000 en 372000 individuen per m^2 in de winter. Op carbonaatrijke zanden van Bermuda vond Coull (1970) tussen 122000 en 1333000 individuen per m^2 .

Vermelden we tenslotte een aantal onderzoeken uit mesohalieu- polyhalieu brak water van België waar Heip (1973) maxima van 1263000

harpacticoiden per m^2 aantrof en Smol en Heip (in voorbereiding) een gemiddelde densiteit van 5000000 nematoden per m^2 met maxima rond 9000000 nematoden per m^2 vonden.

Uit al deze onderzoeken blijkt dat de waarden gevonden voor de zuidelijke Noordzee binnen de normaal te verwachten range vallen. Het is nochtans onze mening dat veel van de oudere onderzoeken te lage waarden geven, vooral voor de nematoden, door het gebruik van inefficiënte bemonsterings- en extractietechnieken. Het lijkt ons daarom niet uitgesloten dat karakteristieke densiteiten van het meiobenthos tussen 1×10^6 en 5×10^6 individuen per m^2 zullen blijken te liggen.

Om deze densiteiten om te zetten in biomassa's worden door verschillende auteurs verschillende methoden aangewend. Zo vind men in de literatuur dan ook zeer uiteenlopende waarden voor gemiddelde gewichten van de taxonomische groepen. In onderstaande tabel worden enige hiervan weergegeven, waarbij zoveel mogelijk in drooggewicht werd omgezet waneer de betreffende auteur dit niet doet. Als omzettingsfaktor wordt $\frac{1}{4}$ voor nematoden en bivalven en $\frac{1}{6}$ voor de andere groepen genomen. Door veel auteurs wordt bij omrekening van vers- naar drooggewicht de faktor $\frac{1}{4}$ die door Wieser (1960) voor de nematoden wordt aangegeven ook op alle andere groepen van het meiobenthos toegepast. Deze waarde is echter zeker te hoog voor de meeste groepen.

Voor Halacarida vermelden Guille en Soyer (1968) tussen 3 en 4 μg drooggewicht per individu, Coull (1970) vindt 1,4 μg per individu, Stripp (1969) geeft 1 μg drooggewicht en wij 3,0 μg drooggewicht per individu.

Uit tabel.5 is het duidelijk dat er vaak enorme verschillen bestaan tussen de schattingen van de verschillende auteurs. Daar alleen de verschillen in de nematoden wezenlijk zullen doorwegen in de schattingen over de biomassa van het meiobenthos zullen wij alleen deze groep bespreken. Vrijwel alle auteurs gebruiken bij het bepalen van het individueel drooggewicht de procedure door Wieser (1960) uiteengezet, waarbij het volume wordt berekend en een gemiddelde densiteit van 1,13 wordt aangenomen. Omrekening naar het drooggewicht gebeurt door gebruik te maken van een faktor $\frac{1}{4}$. Wanneer we aannemen dat een "typische"

Tabel 5

Individueel gewicht van meiobenthische taxa (μg drooggewicht)

Nematoda	Harpacticoida	Bivalvia	Polychaeta	Turbellaria	
1,5	3,3	6,3	7,5	19,3	Olsson (1975)
0,08	0,2	2,9	-	1,6	Elmgren (1975)
0,09 - 0,048	1,7 - 3,8	-	-	-	Guille & Soyer (1968)
1,2 - 7,5	-	5,1	5,5	-	Tietjen (1969)
2,12	1,23	5,7	6,2	2,0	Coull (1970)
0,2 - 0,4	1,8	5,0	7,0	-	McIntyre (1964)
0,3 - 1,1	1,7	-	-	-	Wieser (1960)
1,7 - 3,1	-	-	-	-	Mare (1942)
0,4	-	-	-	-	Warwick & Buchanan (1970)
0,1 - 1,1	1,33	1,5	0,8	-	Stripp (1969)
1,26	0,33 - 3,08	1,7	12,5 - 23,0	2,35	Deze studie

nematode een breedte heeft gelijk aan $\frac{1}{40}$ van de lengte en we beschouwen het dier als een cylinder, dan is het volume ervan in $n\ell$ benaderend $V = \frac{L^3}{2}$, indien de lengte in mm wordt gegeven. Een nematode van 1 mm heeft benaderend een volume van 0,5 $n\ell$, een nematode van 2 mm benaderend een volume van 4,0 $n\ell$. Met een soortelijk gewicht van 1,13 komt dit overeen met een gewicht van benaderend 0,55 μg versgewicht of 0,14 μg drooggewicht voor een nematode van 1 mm lengte en een gewicht van 4,4 μg versgewicht of 1,1 μg drooggewicht voor een nematode van 2 mm lengte. Met een breedte gelijk aan $\frac{1}{20}$ van de lengte worden deze getallen respectievelijk $V(n\ell) = 2 L^3$ (mm) wat voor een nematode van 1 mm lengte een drooggewicht van 0,55 μg en voor een nematode van 2 mm lengte een drooggewicht van 4,4 μg oplevert. Dit voorbeeld maakt duidelijk dat metingen van nematoden al zeer nauwkeurig moeten gebeuren om hieruit betrouwbare gewichten te berekenen.

Omgekeerd kan men berekenen dat met de gewichten van Elmgren (1975) een gemiddelde lengte van 0,34 à 0,54 mm overeenkomt, wat wel aan de lage kant lijkt. Met het gemiddeld gewicht gevonden door Warwick en Buchanan (1970) komt een lengte van 0,59 tot 0,93 mm overeen.

Tabel 6

Totale produktie per zone en per jaar van het hele meiobenthos

			HYDR	TURB	GASTR	NEM	POL	OLIG	ARCHI	BIV	HARP	HALAC
1971	Zomer	Zone A	-	-	-	10524,6	36,6	-	-	1,4	168	-
		Zone B	2,7	225,9	2,7	18759,6	373,05	1,05	31,9	3,1	698,4	0,9
		Zone C	2,7	571,5	9,0	14064,3	856,3	9	81,7	1,3	971,1	16,2
1972	Winter	Zone A	-	27	-	16282,8	11,7	-	-	0,03	69	-
		Zone B	2,7	193,5	5,4	17505	88,3	1,9	52,6	0,9	316,8	28,8
		Zone C	9,9	808,2	28,8	16361,1	470,1	17,4	68,1	0,8	622,8	65,7
	Zomer	Zone A	-	64,8	-	10376,1	30,1	-	-	1,1	207	0,81
		Zone B	2,7	152,1	4,5	12255,3	129,9	1,8	16,8	0,1	590,4	2,7
		Zone C	7,2	219,6	1,8	9146,7	138,3	1,6	14,5	0,8	364,5	9,8
1973	Winter	Zone A	-	-	-	17188,2	11,1	-	-	-	12	-
		Zone B	0,9	27,9	-	7341,3	28,05	-	5,25	0,3	55,2	-
		Zone C	16,2	202,5	20,7	7517,7	242,5	88,5	48,7	5,4	292,5	48,6
	Zomer	Zone A	-	-	-	11358,9	-	-	-	-	183	-
		Zone B	0,63	180	0,45	9819	90,75	2,85	20,25	0,3	165,6	-
		Zone C	7,2	298,8	2,7	7972,2	238,6	173,2	22,2	11,4	491,4	5,4
1974	Winter	Zone A	-	-	-	7733,7	-	-	-	-	372	-
		Zone B	-	91,8	-	6135,3	41,4	46,5	19,5	-	388,8	-
		Zone C	-	-	-	80172	-	-	-	-	-	-
	Zomer	Zone A	-	-	-	16794	-	-	-	-	330	-
		Zone B	-	23,4	-	10307,7	159,6	2,4	11,2	-	302,4	-
		Zone C	-	172,8	-	4218,3	164,8	32,5	9	-	1113,3	-
1975	Winter	Zone A	-	-	-	12769,2	6,15	-	-	-	66	-
		Zone B	-	46,8	-	6894,9	63,6	10,05	7,98	-	135,6	-
		Zone C	0,9	112,5	5,4	7166,7	80,5	80,5	9,0	7,1	209,7	0,4

Wanneer men zich deze beperkingen realiseert blijkt de biomassa die door ons gemiddeld in de zuidelijke Noordzee gevonden wordt vergelijkbaar te zijn met deze gevonden door andere auteurs. Zo vonden McIntyre en Murison voor het sublittoraal aan de westkust van Schotland een biomassa van 1092 mg drooggewicht per m^2 voor het meiobenthos, een waarde die door Davies (1975) trouwens wordt overgenomen. De waarden van Stripp (1969) rond Helgoland liggen beduidend lager dan de onze en variëren tussen 19 en 527 mg drooggewicht. Het lijkt voor ons evenwel

geen twijfel dat deze waarden beduidend te laag zijn. De nematodengemeenschap die door Warwick en Buchanan (1970) onderzocht werd vertoont eveneens een lagere biomassa, van gemiddeld 393 mg drooggewicht per m^2 , maar deze gemeenschap is niet volledig met de onze vergelijkbaar. Hetzelfde geldt voor de Baltische Zee, waar andere taxonomische groepen bij het brakker worden van het water een belangrijke rol gaan vervullen. Elmgren en Ganning (1974) vonden een belangrijk overwicht van Chironomidae met biomassa's van het meiobenthos die gemiddeld 9,5 g versgewicht of benaderend 2,4 g drooggewicht per m^2 bedroegen. Chironomidae ontbreken echter in de Noordzee in de door ons onderzochte habitaten. Elmgren (1975) vond langsheen de Zweedse kust een biomassa van dezelfde grootteorde als deze door ons gevonden : benaderend 1,5 g drooggewicht per m^2 . In de Middellandse Zee vond Soyer (1971) in de kustzone (*Canuella perplexa* - *Halectinosoma herdmanni* gemeenschap) een biomassa van 967 mg drooggewicht per m^2 . Boucher (1972) vindt hogere waarden, tot 3,76 g drooggewicht per m^2 .

Ook andere gegevens vallen in dezelfde grootteorde. Zo vond Wieser (1960) 379 mg drooggewicht per m^2 in Buzzard Bay, Coull (1970) op carbonaatrijke zanden 33 - 259 mg/ m^2 en op slib 1388 mg/ m^2 . We kunnen daarom besluiten dat de gemiddelde waarden in de Noordzee binnen de normale range vallen.

Wat de schommelingen in densiteit en biomassa betreft dienen wij voorzichtig te zijn in onze besluiten. Het is inderdaad zo dat de monstername vrij heterogeen gebeurd is. Toch zijn binnen het onderzoek volgende trends waargenomen :

- Binnen vrijwel alle groepen is de biomassa het grootst in de zone C, lager in de tussenzone B en het kleinst in de kustzone A. Slechts bij de nematoden is dit niet het geval en blijkt zich de laatste jaren eerder het omgekeerde verschijnsel voor te doen, met de grootste biomassa in de kustzone. Dit is om twee redenen niet onverwacht : door het uitvallen van de meeste groepen vermindert de complexiteit van de trofische niveau's, waardoor het belang van competitie zal verminderen; door toenemende pollutie zal een hoger gehalte organisch materiaal in de bodem terechtkomen waardoor grotere standing crops kunnen in stand

worden gehouden. Daar de nematoden het grootste deel van de biomassa uitmaken komt het grote kwalitatieve verschil tussen de verschillende zones niet naar voren in de biomassagegevens. De zeer opvallende trend naar een grotere biomassa in de zone C wordt volledig gemaskeerd. Wij moeten er bovendien de aandacht op vestigen dat de waarden van zone A een gemiddelde waarde is; in deze zone A zijn bepaalde monsterpunten met een zeer lage densiteit waargenomen. Dit kan het gevolg van intoxicatieverschijnselen zijn, maar deze punten werden te infrekvent bemonsterd om meer dan anekdotische conclusies te kunnen leveren.

- Doorheen de jaren blijken bepaalde groepen te verdwijnen uit de zones A en B zonder opnieuw te verschijnen. Wij zijn ons bewust van de onzekerheid rond dit besluit tengevolge van de onvolledige bemonstering. Nochtans menen wij de aandacht op dit fenomeen te moeten vestigen. Turbellaria en Archiannelida zijn in zone A alleen in 1972 aangetroffen. Gastrotricha verdwijnen in zone B vanaf de winter 1973; Hydrozoa en Bivalvia vanaf de winter 1974. Bivalvia verdwijnen één jaar vroeger, vanaf de winter 1973 uit zone A, en worden nadien niet meer aangetroffen. Halacarida waren in zone B in 1971 aanwezig, maar verdwijnen daar vanaf de winter 1971.

- Doorheen de jaren is er een duidelijke trend naar vermindering van de biomassa in zones B en C. Hier geldt opnieuw dat de waarden van de verschillende jaren niet helemaal vergelijkbaar zijn en dat onze besluiten daarom niet rigoureus kunnen zijn. Toch verdient het verschijnsel aandacht, temeer dat daar waar dit onderzocht werd blijkt dat meiofaunagemeenschappen doorgaans relatief stabiel zijn in de tijd [Warwick en Buchanan (1971); McIntyre en Murison (1973)].

3.- Produktie (fig. 4)

Produktie wordt hier gedefinieerd als het gedeelte van het geassimileerde voedsel dat behouden wordt en geïncorporeerd in de biomassa van het organisme, met uitzondering van de geslachtsprodukten. Produktie komt dus *grosso modo* overeen met groei. De produktie van een populatie is de som van de produkties der individuen die ertoe behoren, hierbij inbegrepen deze die uit de populaties verdwenen gedurende het beschouwde tijdsinterval.

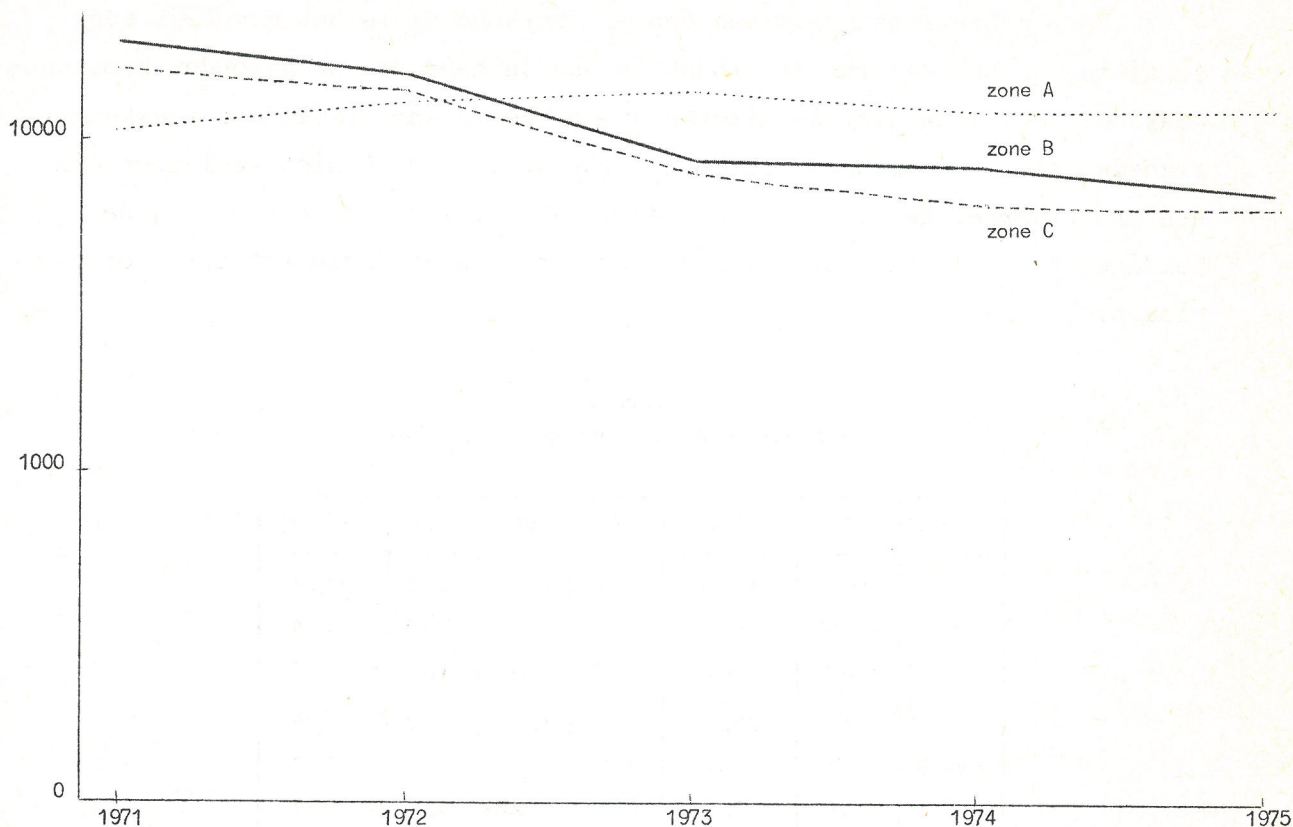


fig. 4.

Schommeling van de produktie in de drie zones vanaf zomer 1971 tot winter 1974-1975

Over de produktie van het meiobenthos is vrijwel niets bekend. Gerlach (1971) vatte de bekende gegevens samen en stelde dat drie generaties jaarlijks en een *turnover* van drie per generatie de best mogelijke schatting van een *turnover* ($\frac{P}{B}$) gelijk is aan negen per jaar voor het meiobenthos als geheel oplevert. Wij zullen in onze berekeningen deze faktor negen gebruiken in die gevallen waar niets bekend is over de levenscyclus van het betreffende organisme. Dit is het geval voor de Halacarida, Turbellaria, Hydrozoa, Gastrotricha, Nematoda en de interstitiële Harpacticoida (zone C). De jonge Mollusca werden buiten beschouwing gelaten vanwege de lage biomassa. Voor de Archiannelida, Oligochaeta en Polychaeta werd een veel lagere faktor $\frac{P}{B} = 1,5$ gebruikt (Govaere, persoonlijke mededeling). Voor de endobenthische Harpacticoida werd $\frac{P}{B} = 15$ genomen. Deze laatste is een gemiddelde waarde berekend voor de brakwatersoort *Tachidius discipes* door Heip (in voorbereiding).

Door gebruik te maken van een $\frac{P}{B}$ -verhouding is het mogelijk een schatting te bekomen van de produktie aan de hand van de gevonden biomassa-waarden. Deze schatting is uiteraard onderhevig aan dezelfde onnauwkeurigheden als de premissen waarop zij steunt en levert niet veel meer dan een grootteorde. Het is nochtans het verst dat wij kunnen gaan bij de huidige stand van de kennis van de levenscyclus van meiobenthische organismen.

Tabel 7

Produktie meiobenthos per zone en per jaar

		1971 (Z)	1972	1973	1974	1975 (W)
Zone A	g/m ²	10,73	10,53	14,40	12,61	12,84
	g C/m ²	4,29	5,41	5,76	5,04	5,14
	g N/m ²	0,86	1,08	1,15	1,01	1,03
Zone B	g/m ²	20,01	15,67	10,01	8,77	7,16
	g C/m ²	8,00	6,27	4,00	3,51	2,86
	g N/m ²	1,60	1,25	0,80	0,70	0,57
Zone C	g/m ²	16,57	13,37	8,85	6,86	7,62
	g C/m ²	6,63	5,35	3,54	2,74	3,05
	g N/m ²	1,33	1,07	0,71	0,55	0,61

In tabellen 6 en 7 wordt de produktie van de afzonderlijke groepen per zone en per jaar en de totale produktie per zone en per jaar van het hele meiobenthos gegeven. Bij de berekening van de totale produktie werd benaderend 1 g versgewicht gelijkgesteld aan 0,1 g C [Steele (1974)]. Een gemiddelde $\frac{C}{N}$ verhouding, berekend voor een aantal planktonorganismen, bedraagt $\frac{C}{N} = 5$.

De gemiddelde jaarlijkse produktie van het meiobenthos per zone is zeer overeenstig. Voor het gehele gebied bedraagt het gemiddelde, gewogen voor de oppervlakte, 11,08 g drooggewicht/m², d.i. 4,43 g C/m² of 0,88 g N/m².

Tabel 8

Gemiddelde jaarlijkse produktie per zone

	g drooggewicht/m ²	g C/m ²	g N/m ²
Zone A	12,83	5,13	1,02
Zone B	12,36	4,94	0,98
Zone C	10,65	4,26	0,85

Voor de harpacticoïde *Asellopsis intermedia* zijn nauwkeurige gegevens over de samenstelling bekend [Lasker *et al.* (1970)]. Bij deze soort bestaat het drooggewicht voor 33 % uit koolstof en voor 6,8 % uit stikstof. Indien deze cijfers voor het gehele meiobenthos golden, dan bedraagt de produktie 3,61 g C/m².jaar of 0,75 g N/m².jaar gemiddeld voor het gehele gebied.

Het grootste aandeel in de produktie is afkomstig van de nematoden en bedraagt vrijwel steeds meer dan 90 % . Uit enkele laboratorium-experimenten [Gerlach en Schrage (1971), (1972); Tietjen en Lee (1972), (1973); Hopper *et al.* (1973); Heip *et al.* (in voorbereiding)] blijkt dat de generatietijd bij deze organismen kan variëren van enkele dagen tot een jaar; daar vrijwel niets bekend is over het aantal generaties en de reproductiesnelheid van deze organismen in hun natuurlijke omgeving moeten we opnieuw benadrukken dat onze schattingen slechts een grootte-orde aangeven en niet als korrekte gegevens kunnen geïnterpreteerd worden.

4.- Respiratie

Gegevens over de respiratie van het meiobenthos zijn zeer schaars en laten niet toe meer dan een benaderende waarde voor de Noordzee te geven.

4.1.- Nematoda

De maximale respiratie van mariene nematoden bedraagt volgens Wieser en Kanwisher (1961) ongeveer 1,8 µl O₂/mg versgewicht.uur .

Deze auteurs vonden een gemiddelde waarde van $0,83 \mu\text{l O}_2/\text{mg versgewicht.uur}$ voor 12 soorten. Voor een gemiddeld versgewicht van $5,04 \mu\text{g}$ bedraagt de respiratie $4,18 \text{ nl O}_2/\text{uur}$. Ott en Schiemer (1973) berekenden de regressie van respiratie R (in nl/uur) tegenover gewicht W (in $\mu\text{g versgewicht}$) voor 25 soorten mariene nematoden als :

$$R = 0,636 W^{0,987} .$$

Klekowski *et al.* (1972) vonden voor 73 vrijlevende terrestische soorten :

$$R = 1,40 W^{0,72} .$$

Voor de Noordzee-gemeenschappen bedraagt W gemiddeld $5,04 \mu\text{g}$ versgewicht per individu. De uit de bekomen regressievergelijkingen gevonden respiratie bedraagt dan :

$$3,14 \text{ nl/uur.ind (Ott en Schiemer) ,}$$

$$4,49 \text{ nl/uur.ind (Klekowski et al.) .}$$

De waarde berekend uit de gegevens van Wieser en Kanwisher (1961) ligt tussen deze beide waarden.

De respiratie per individu en per jaar zou dan bedragen :

$$27,51 \mu\text{l/jaar.ind (Ott en Schiemer) ,}$$

$$36,62 \mu\text{l/jaar.ind (Wieser en Kanwisher) ,}$$

$$39,33 \mu\text{l/jaar.ind (Klekowski et al.) .}$$

Deze drie schattingen zijn van dezelfde grootteorde. Daar de gegevens van Ott en Schiemer (1973) uitsluitend mariene nematoden betreffen en een minimale schatting opleveren, zullen we deze waarde in de volgende berekeningen gebruiken.

Door vermenigvuldiging van de respiratie per individu met het aantal individuen (tabel 2) bekomen we de respiratie van de nematodengemeenschap bij 20°C . Om deze waarden om te zetten in respiratie bij 16°C (gemiddelde temperatuur voor de vijf zomermaanden) en 6°C (gemiddelde temperatuur voor de vijf wintermaanden) maakten we gebruik van de korrektiefaktor van Winberg (1971). De respiratie per individu en per half jaar bedraagt dan :

Zomer : 9,62 μl /half jaar.individu ,

Winter : 3,02 μl /half jaar.individu .

De jaarlijkse respiratie is dus gemiddeld 12,64 μl /individu . Om deze respiratiewaarden om te zetten in het benaderend equivalent organische koolstof moeten we een respiratorisch quotiënt in acht nemen. Lasker *et al.* (1970) gebruiken 0,8 , Davies (1975) gebruikt 0,7 . Wij zullen 0,75 gebruiken als gemiddelde van deze waarden. Het gebruik van deze R.Q. geeft de equivalentie 1 g C = 0,402 l O_2 .

In tabel 9 wordt de respiratie in l O_2 per half jaar en in g C per half jaar door de nematodengemeenschap per m^2 gegeven.

Tabel 9

Jaar	Zone A		Zone B		Zone C	
	$\text{l O}_2/\text{m}^2$	g C/ m^2	$\text{l O}_2/\text{m}^2$	g C/ m^2	$\text{l O}_2/\text{m}^2$	g C/ m^2
1971 (Z)	8,93	3,59	15,61	6,40	11,93	4,80
1972 (W)	4,34	1,75	4,67	1,88	4,37	1,75
(Z)	9,64	3,87	8,33	3,35	6,76	2,72
1973 (W)	4,59	1,84	1,96	0,79	2,01	0,81
(Z)	8,80	3,53	10,40	4,18	7,76	3,12
1974 (W)	2,06	0,83	1,64	0,66	2,14	0,86
(Z)	14,25	5,73	8,74	3,52	3,56	1,44
1975 (W)	3,41	1,37	1,84	0,74	1,91	0,77

De gemiddelde respiratie (in $\text{l O}_2/\text{m}^2$.jaar en g C/ m^2 .jaar) door de nematodengemeenschap bedraagt in tabel 10. De gemiddelde respiratie van het hele gebied bedraagt 10,89 $\text{l O}_2/\text{m}^2$.jaar of 4,38 g C/ m^2 .jaar .

Tabel 10

	$\text{l O}_2/\text{m}^2$.jaar	g C/ m^2 .jaar
Zone A	14,01	5,63
Zone B	13,37	5,38
Zone C	10,11	4,06

4.2.- Copepoda Harpacticoida

Van deze groep zijn nog minder gegevens beschikbaar dan van de nematoden. Lasker *et al.* (1970) vonden een gemiddelde respiratie van 1,5 nl O₂/µg drooggewicht.uur voor de middelgrote endobenthische soort *Asellopsis intermedia*. Coull en Vernberg (1970) vonden voor de lethargisch gravend levende soort *Enhydrosoma propinquum* 1,6 tot 4,2 nl O₂/µg drooggewicht per uur, voor de meer actieve *Longipedia helgolandica* 4,5 tot 15,0 nl O₂/µg drooggewicht.uur . Deze waarden liggen aanzienlijk hoger dan deze gevonden door Lasker *et al.* (1970) maar gelden voor veel hogere temperaturen. Wanneer deze waarden herleid worden tot de waarde bij 9 °C waarbij de respiratie van *Asellopsis intermedia* werd gemeten bekomen we gemiddeld 2,11 nl O₂/µg drooggewicht.uur voor *Longipedia helgolandica* en 0,91 nl O₂/µg drooggewicht.uur voor *Enhydrosoma propinquum*. De waarden gevonden voor *Asellopsis* kunnen dus wel als representatief beschouwd worden voor endobenthische soorten. De gemiddelde waarden zijn 1,30 nl O₂/µg drooggewicht.uur bij 6 °C en 2,09 nl O₂/µg drooggewicht.uur bij 16 °C .

Voor de interstitiële soort *Paraleptastacus spinicauda* vonden Lasserre en Renaud-Mornant (1973) een maximale respiratie van 0,7 nl O₂/µg versgewicht.uur bij 19 °C . Aannemende dat het drooggewicht 16 % van het versgewicht bedraagt (gemiddelde van een aantal planktonsoorten) en corrigerend volgens Winberg (1971) vinden we als respiratie 1,01 nl O₂/µg drooggewicht.uur bij 6 °C en 3,20 nl O₂/µg drooggewicht.uur bij 16 °C .

Tabel 11

(nl/uur)

Zone A	(3,08 µg)	winter : 4,00 zomer : 6,44
Zone B	(1,04 µg)	winter : 1,16 zomer : 2,93
Zone C	(0,33 µg)	winter : 0,34 zomer : 1,05

De gemiddelde respiratie per individu bedraagt dan in de drie zones (voor zone B aannemende dat 66 % der individuen interstitieel zijn; gemiddeld gewicht per individu tussen haakjes).

In tabel 12 wordt de respiratie (in $\mu\ell/\text{individu.half jaar}$) weer-
gegeven.

Tabel 12
($\mu\ell/\text{individu.half jaar}$)

Zone A	winter : 17,52 zomer : 28,20
Zone B	winter : 5,08 zomer : 12,83
Zone C	winter : 1,99 zomer : 4,60

In tabel 13 wordt de respiratie door de harpacticoiden in $\ell \text{ O}_2/\text{m}^2.\text{half jaar}$ en in $\text{g C}/\text{m}^2.\text{half jaar}$ weergegeven.

Tabel 13

		Zone A		Zone B		Zone C	
		$\ell \text{ O}_2/\text{m}^2$	$\text{g C}/\text{m}^2$	$\ell \text{ O}_2/\text{m}^2$	$\text{g C}/\text{m}^2$	$\ell \text{ O}_2/\text{m}^2$	$\text{g C}/\text{m}^2$
1971	zomer	0,10	0,041	0,72	0,289	1,42	0,570
1972	winter	0,03	0,011	0,13	0,051	0,30	0,120
	zomer	0,13	0,051	0,62	0,248	0,55	0,222
1973	winter	0,04	0,018	0,02	0,009	0,15	0,060
	zomer	0,11	0,045	0,18	0,072	0,74	0,296
1974	winter	0,14	0,056	0,16	0,065	-	-
	zomer	0,20	0,082	0,31	0,124	1,61	0,647
1975	winter	0,03	0,011	0,06	0,022	1,00	0,401

De gemiddelde respiratie (in $\ell \text{ O}_2/\text{m}^2.\text{jaar}$ en $\text{g C}/\text{m}^2.\text{jaar}$) bedraagt (tabel 14).

Tabel 14

	l O ₂ /m ² .jaar	g C/m ² .jaar
Zone A	0,19	0,075
Zone B	0,55	0,220
Zone C	0,63	0,253

De gemiddelde respiratie, gewogen voor de oppervlakte, van het hele gebied bedraagt 0,571 l O₂/m².jaar of 0,231 g C/m².jaar .

4.3.- Respiratie meiobenthos

Wanneer we de gegevens van de harpacticoiden met deze van de nematoden vergelijken dan blijkt duidelijk dat zelfs de tweede belangrijkste groep van het meiobenthos slechts in zeer geringe mate tot de totale respiratie bijdraagt in vergelijking met de nematoden. De som van de respiratie door deze beide groepen mogen we dan ook als representatief voor de totale respiratie van het meiobenthos aanvaarden. We hebben deze som alleen voor de gemiddelden over de jaren per zone berekend .

Tabel 15

	l O ₂ /m ² .jaar	g C/m ² .jaar
Zone A	14,20	5,71
Zone B	13,92	5,60
Zone C	10,74	4,31

De gemiddelde respiratie, gewogen voor de oppervlakte, van het hele gebied bedraagt 11,36 l O₂/m².jaar of 4,61 g C/m².jaar .

Door Vernberg en Coull (1974) wordt een gemiddelde waarde van 1,5 nl O₂/μg versgewicht.uur voor het meiobenthos als geheel uit gegevens verzameld door Gerlach (1971) afgeleid. Dit komt overeen met 6 nl O₂/μg drooggewicht.uur voor gemeenschappen die gedomineerd worden door nematoden. Wanneer we deze waarde corrigeren voor een gemiddelde

temperatuur van 10 °C bekomen we een schatting van 2,23 nl O₂/µg drooggewicht per uur die als representatief voor het meiobenthos van de Noordzee zou kunnen gelden. Met behulp van deze waarde en de in tabel 3 gegeven biomassa's van het totale meiobenthos bekomen we de volgende respiratie.

Tabel 16

	Biomassa	Respiratie	
	g/m ²	l O ₂ /m ² .jaar	g C/m ² .jaar
Zone A	1,452	28,36	11,40
Zone B	1,379	26,94	10,83
Zone C	1,363	26,62	10,70

Deze waarden liggen ongeveer tweemaal hoger dan deze gevonden door sommatie van nematoden en harpacticoiden. Het lijkt dan ook dat de waarde 2,23 te hoog ligt voor gemeenschappen gedomineerd door nematoden. Voor dit soort gemeenschappen is de waarde 1 nl O₂/µg drooggewicht.uur realistischer, althans voor wat de Noordzee betreft, bij 10 °C , en op voorwaarde dat de regressievergelijking van Ott en Schiemer (1973) correct is.

5.- Energieflux

De flux van energie door een populatie kan beschreven worden als $C = P + R + F + U$, waarin C de consumptie is, P de produktie, R de respiratie, F de *egesta* (*faeces*) en U de excretie. De assimilatie, het gedeelte van de consumptie dat gebruikt wordt voor fysiologische doeleinden, $A = P + R$. In de produktieterm is hier wel de produktie van geslachtsprodukten begrepen.

De assimilatie kan berekend worden uit de schattingen van produktie en respiratie.

Tabel 17

	P	R	P + R
	g C/m ²	g C/m ²	g C/m ²
Zone A	5,13	5,71	10,84
Zone B	4,94	5,60	10,54
Zone C	4,26	4,31	8,57
Gem.	4,43	4,61	9,04

Het is opvallend dat volgens onze schattingen produktie en respiratie van dezelfde grootteorde zijn. Dit is niet gebruikelijk. Zo vonden Lasker *et al.* (1970) bij één jaar oude adulten van *Asellopsis intermedia* (Harpacticoida) dat de hoeveelheid koolstof verbruikt voor de respiratie ongeveer vijfmaal zo groot was als de hoeveelheid verbruikt voor de produktie. Naarmate de beschouwde periode korter wordt wordt het aandeel van de respiratie in de assimilatie kleiner; zo was de hoeveelheid koolstof verbruikt voor de respiratie slechts driemaal zo groot als de hoeveelheid verbruikt voor produktie bij adulten van 126 dagen oud.

Gegevens over nematoden zijn uiterst schaars maar steunen onze observatie. Teal (1962) schatte de respiratie van nematoden van een schorre in Georgia (USA) driemaal hoger dan de produktie, maar recentere onderzoekingen geven een lagere waarde : zo vonden Duncan *et al.* (1974) dat van de energie geassimileerd door de zoetwater-nematode *Plectus palustris* 82 % naar de produktie ging, wanneer hierin de ei-*produktie* begrepen was, en 11 % wanneer dit niet het geval was. De respiratie bedroeg hier slechts 18 % van de geassimileerde energie. Door Marchant en Nicholas (1974) werd aangetoond dat bij de zoetwatersoort *Pelodera spec.* de respiratie 38 % van de geconsumeerde energie uitmaakte, de produktie 22 %. De assimilatie is hier dus 60 % van de consumptie, een waarde die goed overeenkomt met deze gevonden voor planktonorganismen [zie Corner en Davies (1971) voor een overzicht]. De verhouding $\frac{R}{P}$ bedraagt in beide onderzoekingen 1,6 à 1,7, althans wanneer de ei-*produktie* buiten beschouwing wordt gelaten. Wanneer deze waarde als

representatief wordt aanvaard dan is in onze berekeningen ofwel de produktie overschat, ofwel de respiratie onderschat. Daar de respiratie van beide grootheden de meest nauwkeurig bekende is, zou een lagere produktie kunnen aangenomen worden. Anderzijds is de respiratieschatting minimaal, daar de laagste van de beschikbare waarden werd gekozen en daar aangenomen werd dat geen compensatie voor temperatuurverschillen optreedt, dit in overeenstemming met de mening van Wieser en Kanwisher (1960) maar in tegenstelling met resultaten bekomen bij interstitiële polychaeten [Lasserre (1971)]. Om deze redenen lijkt het niet aangewezen de bekomen waarden voor de assimilatie te veranderen.

Aannemende dat de assimilatie 60 % van de consumptie bedraagt, dan vinden we voor de totale behoefte van het meiobenthos :

Tabel 18

	g C/m ² .jaar	g N/m ² .jaar	g P/m ² .jaar
Zone A	18,07	3,55	0,15
Zone B	17,57	3,45	0,15
Zone C	14,28	2,81	0,12
Gem.	15,07	2,96	0,13

Deze schattingen werd berekend uitgaande van de voor het plankton geldende verhouding C : N : P van 117 : 23 : 1 [Holm-Hansen *et al.* (1966)].

Wanneer we benaderend 1 g C gelijk stellen aan 10 kcal [Steele (1974)] dan is de energiebehoefte van het meiobenthos in de zuidelijke Noordzee ongeveer 150 kcal/m².jaar . Deze schatting is volledig in overeenstemming met deze van Steele (1974) die een energiebehoefte van 100-200 kcal/m².jaar vooropstelde. Wanneer de *input* naar het benthos inderdaad slechts ongeveer 30 g C/m².jaar of 300 kcal/m².jaar zou bedragen [Steele (1974); Davies (1975)] dan zou het meiobenthos ongeveer de helft van de beschikbare energie verbruiken. Incorporatie van bacteriële omzettingen in het systeem maakt dit onrealistisch, tenzij enorm hoge efficiënties zouden bestaan bij de omzetting van detritus in bacteriële biomassa.

Referenties

- ARLT, G., (1973). Vertical and horizontal microdistribution of the meiofauna in the Greifswalder Bodden, *Oikos*, suppl. 15, 105-111.
- AX, P., (1951). Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht, *Zool. Jb. (Syst.)* 80, 277-378.
- BACESCO, M., GOMOIU, M.T., BODEANU, N., PETRAN, A., MULLERS, G. et STANESCU, (1965). Recherches écologiques sur les fonds sablonneux de la mer Noire (côte roumaine), *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa*, 5, 33-81.
- BARNETT, P.R.O., (1968). Distribution and ecology of harpacticoid copepods of an intertidal mudflat, *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 53, 177-209.
- BOADEN, P.J.S., (1963). The interstitial fauna of some North Wales beaches, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 43, 76-96.
- BOVEE, F. de, SOYER, J., (1974). Cycle annuel quantitatif du meiobenthos des vases terrigènes côtières. Distribution verticale, *Vie Milieu*, 24, 141-157.
- BOUCHER, G., (1972). Distribution quantitative et qualitative des nématodes d'une station de vase terrigène côtière de Banyuls-sur-mer, *Cah. Biol. Mar.*, 13, 457-474.
- BREGNBALLE, F., (1961). Plaice and flounder as consumers of the microscopic bottom fauna, *Meddr Danm. Fisk.-og Havunders.*, 3, 133-182.
- BRENNING, U., (1973). The distribution of littoral nematodes in the Wismarbuch, *Oikos*, suppl. 15, 98-104.
- CLAUSEN, C., (1971). Interstitial Cnidaria : Present Status of their systematics and ecology, in *Proc. of the First Int. Conf. on Meiofauna*, N.C. Hulings (ed.), *Smith. Contr. Zool.*, 76, 1-8.
- CORNER, E.D.S. and DAVIES, A.G., (1971). Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea, *Adv. mar. Biol.*, 9, 101-204.
- COULL, B.C., (1970). Shallow water meiobenthos of the Bermuda Platform, *Oecologia*, 4, 325-357.
- COULL, B.C., (1973). Estuarine meiofauna : a review : Trophic relationships and microbial interactions, in *Estuarine Microbial Ecology*, L.H. Stevenson and R.R. Colwell (eds.), University of South Carolina Press, 499-511.

- COULL, B.C. and HERMAN, S.S. (1970). Zoogeography and parallel level-bottom communities of the meiobenthic harpacticoida (crustacea copepoda) of Bermuda, *Oecologia*, 5, 392-399.
- COULL, B.C. and VERNBERG, W.B., (1970). Harpacticoid copepod respiration : *Enhydrosoma propinquum* and *Longipedia helgolandica*, *Mar. Biol.*, 5, 341-344.
- DAVIES, J.M., (1975). Energy flow through the benthos of a Scottish Sea Loch, *Mar. Biol.*, 31, 353-362.
- DECRAEMER, W., (1972). *Vergelijkende studie van nematoden-faunas uit de Noordzee*, Licentiaatsverhandeling RUG.
- DEGADT, D., (1973). *Bijdrage tot de faunistiek van de Turbellaria in de Noordzee*, Licentiaatsverhandeling RUG.
- DUNCAN, A., SCHIEMER, F. and KLEKOWSKI, R.Z., (1974). A preliminary study of feeding rates on bacterial food by adult females of a benthic nematode, *Plectus palustris* De Man, 1880, *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 21, 249-258.
- EHLERS, U., (1972). Systematisch-phylogenetische Untersuchungen an der Familie Solenopharyngidae (Turbellaria, Neorhabdocoela), Mikro-fauna d. Meerensbodens II, 3-78.
- ELMGREN, R., (1973). Methods of sampling sublittoral soft bottom meio-fauna, *Oikos*, 15, 112-120.
- ELMGREN, R., (1975). Benthic meiofauna as indicator of oxygen conditions in the northern Baltic proper, *Merentutkimuslait. Julk./Havsfor-ninginst. Skr.*, 239, 265-271.
- ELMGREN, R. and GANNING, B., (1974). Ecological studies of two shallow brackish water ecosystems, *Contrib. from the Askô Lab.*, 6, 1-56.
- ELSKENS, I., (1973). in *Math. Modelsea* (1973). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for the Exploration of the Sea, E19.
- FENCHEL, T., (1969). The ecology of marine meiobenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa, *Ophelia*, 6, 1-182.
- FENCHEL, T., (1970). Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass, *Thalassia testudinum*, *Limnol., Oceanogr.*, 15, 14-20.
- GERLACH, S.A., (1971). On the importance of marine meiofauna for benthos communities, *Oecologia*, 6, 176-190.

- GERLACH, S.A. and SCHRAGE, M., (1971). Life cycles in marine meiobenthos, Experiments at various temperatures with *Monhystera disjuncta* and *Theristus pertenuis* (Nematoda), *Mar. Biol.*, 9, 274-280.
- GERLACH, S.A. and SCHRAGE, M., (1972). Life cycles at low temperatures in some free-living marine nematodes, *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 14, 5-11.
- GOOSSENS, A., (1975). *Vergelijking van Monsternamemethoden in het benthos van de Grevelingen*, Licentiaatsverhandeling RUG.
- GRAY, J.S., (1968). An experimental approach to the ecology of the harpacticoid *Leptastacus constrictus* Lang, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2, 278-292.
- GRAY, J.S., (1974). Animal-sediment relationships, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12, 223-261.
- GRAY, J.S. and JOHNSON, R.M., (1970). The bacteria of a sandy beach as an ecological factor affecting the interstitial gastrotrich *Turbanella hyalina* Schultze, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 4, 119-133.
- GUILLE, A. et SOYER, J., (1968). La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-mer, Premières données qualitatives et quantitatives, *Vie Milieu*, 19, 323-360.
- GUILLE, A. et SOYER, J., (1974). Bionomie benthique du plateau continental de la côte Catalane française. VIII. Macrofaune et meiofaune, Rapports quantitatifs et biocénétiques, *Vie Milieu*, 24, 301-320.
- GULLENTOPS, F., (1973). in *Math. Modelsea* (1973). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for the Exploration of the Sea, E19.
- GULLENTOPS, F., MOENS, M., BASTIN, A., MEEUSSEN, M., (1972). in *Math. Modelsea* (1972). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for the Exploration of the Sea, E9.
- HARGRAVE, B.T., (1970). The utilization of benthic microflora by *Hyallela azteca* (Amphipoda), *J. Anim. Ecol.*, 39, 427-437.
- HARRIS, R.P., (1972a). The distribution and ecology of the interstitial fauna of a sandy beach at Whitsand Bay, East Cornwall, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 52, 1-18.
- HARRIS, R.P., (1972b). Horizontal and vertical distribution of the interstitial Harpacticoid copepods of a sandy beach, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 52, 375-387.

- HARTZBAND, D.J. and HUMMON, W.D., (1974). Sub-community structure in subtidal meiobenthic harpacticoida, *Oecologia*, **14**, 37-51.
- HEIP, C., (1973). *Een populatie-dynamische studie over de benthale Ostracoda en copepoda van een brakwaterhabitat*, Doctoraatsthesis RUG.
- HEIP, C. and DECRAEMER, W., (1974). The diversity of nematode communities in the southern North Sea, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **54**, 251-255.
- HOLM-HANSEN, O., STRICKLAND, J.D.H. and WILLIAMS, P.M., (1966). A detailed study of biologically important substances in a profile of California, *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 548-561.
- HOPPER, B.E., FELL, J.W. and CEFALU, R.C., (1973). Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system, *Mar. Biol.*, **23**, 293-296.
- HOPPER, B.E. and MEYERS, S.P., (1967). Follicolous marine nematodes on turtle grass, *Thalassia testudinum* König, in Biscayne Bay, Florida, *Bull. Mar. Sci.*, **17**, 471-517.
- HULINGS, N.C. (ed.), (1971). Proceedings of the first international conference on meiofauna, *Smithson. Contr. Zool.*, **76**.
- JENSEN, P., (1974). *Bijdrage tot de kennis van de nematodenfauna uit een slibrijke en zandrijke zeebodem in de zuidelijke Noordzee*, Licentiaatsverhandeling RUG.
- KARLING, T.G., (1965). *Haplopharynx rostratus* Meixner (Turbellaria) mit den Nemertinen verglichen, *Z. Zool. Syst. & Evolutionsforsch.*, **3**, 1-18.
- KUNZ, H., (1951). Marine Harpacticoiden aus dem Küstensand Südwestafrika *Kieler Meeresforsch.*, **8**, 76-81.
- KUNZ, H., (1971). Verzeichnis der marinen und Brackwasser bewohnenden Harpacticoiden (Crustacea Copepoda) der deutschen Meeresküste, *Kieler Meeresforsch.*, **27**, 73-93.
- KLEKOWSKI, R., WASILEWSKA, L. and PAPLINSKA, E., (1972). Oxygen consumption by soil inhabiting nematodes, *Nematologica*, **18**, 391-403.
- LASKER, R., WELLS, J.B.J. and McINTYRE, A.D., (1970). Growth, reproduction, respiration and carbon utilization of the sand-dwelling Harpacticoid Copepod, *Asellopsis intermedia*, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **50**, 147-160.
- LASSERRE, M.P. and RENAUD-MORNANT, J., (1973). Resistance and respiratory physiology of intertidal meiofauna to oxygen-deficiency, *Neth. J. Sea Research*, **7**, 290-302.

- LIE, U. and KELLEY, J.C., (1970). Benthic infauna communities of the coast of Washington and in Puget Sound : Identification and distribution of the communities, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 27, 621-651.
- MARCHANT, R. and NICHOLAS, W.L., (1974). An energy budget for the free-living nematode *Pelodera* (Rhabditidae), *Oecologia*, 16, 237-252.
- MARCOTTE, B.M. and COULL, B.C., (1974). Pollution, diversity and meiobenthic communities in the north Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia), *Vie Milieu*, 24, 281-300.
- MARE, M., (1942). A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 25, 517-554.
- McCAVE, I.N., (1971). An outline budget for mud in the North Sea, Nato Science Committee Conference, North Sea Science Working Papers.
- McINTYRE, A.D., (1964). Meiobenthos of sublittoral muds, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 44, 665-675.
- McINTYRE, A.D., (1969). Ecology of marine meiobenthos, *Biol. Rev.*, 44, 245-290.
- McINTYRE, A.D. and MURISON, D.J., (1973). The meiofauna of a flatfish nursery ground, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 53, 93-118.
- MEIXNER, J., (1938). Turbellaria (Strudelwürmer), I : Allgemeiner Teil, *Tierwelt N.-u. Ostsee*, 33, 1-146.
- MILLS, E.L., (1969). The community concept in marine zoology, with comments on continua and instability in some marine communities : a review, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26, 1415-1428.
- MOENS, M., (1973). *Suspended Matter - Bottom Sediments*, in Math. Modelsea, (1973). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for the Exploration of the Sea, E19.
- MUUS, B.J., (1967). The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone, *Meddr. Danm. Fisk. og Havunders.*, 5, 1-316.
- NOODT, W., (1957). Zur Ökologie der Harpacticoidea (Crust. Cop.) des Eulitorals der deutschen Meeresküste und der angrenzender Brakgewässern, *Z. Morph. u. Ökol. Tiere*, 46, 149-242.
- NOODT, W., (1971). Ecology of the Copepoda, in *Proc. First Intern. Conf. on Meiofauna*, N.C. Hulings (ed.), *Smithson. Contr. Zool.*, 76, 97-102.

- NYHOLM, K.G. and OLSSON, I., (1973). Seasonal fluctuations of the meiobenthos in an estuary on the Swedish West Coast, *Zoon*, 1, 69-76.
- OLSSON, I., (1975). On methods concerning marine benthic meiofauna, *Zoon*, 3, 49-60.
- OTT, J. and SCHIEMER, F.S., (1973). Respiration and anaerobiosis of free living nematodes from marine and limnic sediments, *Neth. J. Sea Res.*, 7, 233-243.
- PETERSEN, C.G.J., (1914). Valuation of the sea, II, The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography, *Rep. Dan. Biol. Sta.*, 21.
- POR, F.D., (1964a). A study of the Levantine and Pontic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda), *Zool. Verh.*, 64, 1-128.
- POR, F.D., (1964b). Deep-sea Cerviniidae (Copepoda : Harpacticoida) from the western Indian Ocean, collected with R/V Anton Bruun in 1964, *Smithson. Contr. Zool.*, 29, 1-60.
- POR, F.D., (1965a). Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from muddy bottoms near Bergen, *Sarsia*, 21, 1-16.
- POR, F.D., (1965b). Les Harpacticoides (Copepoda Crustacea) des fonds Meubles du Skagerak, *Cah. Biol. Mar.*, 3, 233-270.
- REMANE, A., (1933). Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht, *Wiss. Meeresunters. Kiel*, 21, 161-221.
- RENAUD-MORNANT, J. and POLLOCK, L.W., (1971). A review of the systematics and ecology of marine Tardigrada, in *Proc. of the First Int. Conf. on Meiofauna*, N.C. Hulings (ed.), *Smithson. Contr. Zool.*, 76, 109-118.
- SANDERS, H.L., (1968). Marine benthic diversity : a comparative study, *Am. Nat.*, 102, 243-282.
- SCHEIBEL, W. and NOODT, W., (1975). Population densities and characteristics of meiobenthos in different substrates in the Kiel Bay, *Merentutkimuslait. Julk./Havsforskninginst. Skr.*, 239, 173-178.
- SCHILKE, K., (1970). Kalyptorhynchia (Turbellaria) aus dem Eulitoral der deutschen Nordseeküste, *Helgoländer Wiss. Meeresunters*, 21, 143-265.
- SCHMIDT, P., (1968). Die Quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeitestrand der Nordseeinsel Sylt., I. Faktorengefüge und biologische Gliederung des Lebensraumes, *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 53, 723-779.

- SOPOTT, B., (1972). Systematik und Ökologie von Proseriaten (Turbellaria) der deutschen Nordseeküste, *Mikrofauna d. Meeresbodens*, 13, 169-236.
- SOYER, J., (1970a). Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée occidentale. 2. Tachidiidae SARS, LANG, *Vie Milieu*, A 21, 261-278.
- SOYER, J., (1970b). Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée occidentale. 3. Découverte du genre *Metahuntemannia* Smirnov, *Vie Milieu*, A 21, 279-286.
- SOYER, J., (1970c). Bionomie benthique du plateau continental de la côte Catalane française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoides (Crustacea), *Vie Milieu*, B 21, 337-511.
- SOYER, J., (1971). Bionomie benthique du Plateau continental de la côte Catalane française. V. Densités et biomasses du méiobenthos, *Vie Milieu*, B 22, 351-424.
- STEELE, J.H., (1974). *The structure of marine ecosystems*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- STRIPP, K., (1969). Jahrezzeitliche Fluktuationen von Makrofauna und Meiofauna in der Helgoländer Bucht, *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 12, 65-94.
- SWEDMARK, B., (1971). A review of Gastropoda, Brachiopoda, and Echinodermata in Marine Meiobenthos, in Proc. of the First Int. Conf. on Meiofauna, N.C. Hulings (ed.), *Smithson. Contr. Zool.*, 76, 41-46.
- TEAL, J.M., (1962). Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia, *Ecology*, 43, 614-624.
- THORSON, G., (1957). Bottom communities (sublittoral and shallow shelf); *Mem. geol. soc. Am.*, 67, 461-534.
- TIETJEN, J.H., (1968). Chlorophyll and Pheo-Pigments in Estuarine Sediments, *Limnol. Oceanogr.*, 13, 189-192.
- TIETJEN, J.H., (1969). The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries, *Oecologia*, 2, 251-291.
- TIETJEN, J. H. and LEE, J.J., (1972). Life cycles of marine Nematodes. Influence of temperature and salinity on the development of *Monhystera denticulata*, *Oecologia*, 10, 167-176.
- TIETJEN, J. and LEE, J.J., (1973). Life history and feeding habits of the Marine Nematode, *Chromadora macrolaimoides* Steiner, *Oecologia*, 12, 303-314.

- VERNBERG, W.B. and COULL, B.C., (1974). Respiration of an interstitial ciliate and benthic energy relationships, *Oecologia*, 16, 259-264.
- VITIELLO, P., (1968). Variations de la densité du microbenthos sur une aire restreinte, *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 43, 261-270.
- WARD, A.R., (1973). Studies on sublittoral free-living nematoda of Liverpool Bay. I. The structure and distribution of the nematode populations, *Mar. Biol.*, 22, 53-66.
- WARD, A.R., (1975). Studies on the sublittoral free-living nematodes of Liverpool Bay. II. Influence of sediment composition on the distribution of marine nematodes, *Mar. Biol.*, 30, 217-225.
- WARWICK, R.M., (1971). Nematode associations in the Exe estuary, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 51, 439-454.
- WARWICK, R.M. and BUCHANAN, J.B., (1971). The meiofauna off the coast of Northumberland. II. Seasonal stability of the Nematode population, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 51, 355-362.
- WARWICK, R.M. and BUCHANAN, J.B., (1970). The meiofauna off the coast of Northumberland. I. The structure of the nematode population, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50, 129-146.
- WESTHEIDE, W., (1971). Interstitial polychaeta (excluding Archianellida), in *Proc. of the First Int. Conf. on Meiofauna*, N.C. Hulings (ed.), *Smithson. Contr. Zool.*, 76, 57-70.
- WIESER, W., (1953). Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden, *Ark. Zool.*, 2, 439-484.
- WIESER, W., (1959a). The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Puget Sound, *Limnol. Oceanogr.*, 4, 181-194.
- WIESER, W., (1959b). *Free-living marine nematodes and other small invertebrates of Puget Sound beaches*, Univ. of Washington Press, Seattle.
- WIESER, W., (1960a). Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna, *Limnol. Oceanogr.*, 5, 121-137.
- WIESER, W., (1960b). Populationsdichte und Vertikalverteilung der Meiofauna mariner Böden, *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 45, 487-492.
- WIESER, W. and KANWISHER, J., (1960). Growth and metabolism in a marine nematode *Enoplus communis* Bastian, *Z. vergl. Physiol.*, 43, 29-36.

WIESER, W. and KANWISHER, J., (1961). Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts, *Limnol. Oceanogr.*, 6, 262-270.

WINBERG, G.G., (1971). *Methods for the estimation of production of aquatic animals*, Academic Press, London, New York.

WOLLAST, R., (1972). In Math. Modelsea, (1972). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for the Exploration of the Sea, E9.

Hoofdstuk VII

Studie van het macrobenthos in de zuidelijke Noordzee

1.- Abundantie en biomassa

De densiteiten per m^2 (tabel 1) zijn in Ia en Ib (figuur 1) nagenoeg gelijklopend, in zone II daarentegen ligt het gemiddelde aanzienlijk lager, voornamelijk te verklaren door het geringe aantal Polychaeta in dit gebied. De *Abra alba* en *Macoma balthica*-gemeenschap (zone III) vertoont wel enorme verschillen onderling wat aantallen betreft, een gedeeltelijke verklaring ligt in het feit dat de Z-stalen vroeger op het jaar werden genomen dan de M-stalen, doch de aantallen van de *Macoma balthica* stations blijken op andere tijdstippen niet noemenswaardig af te wijken van vermelde waarden.

In vergelijking met andere gebieden en auteurs (tabel 2a) blijken onze aantallen ruim het tienvoud te bedragen. Dit is ons inziens te wijten aan de verwerking van het ruw materiaal; bij zeven van de ge-fixeerde monsters op een zeef met ronde openingen (wat hier het geval is) blijft meer materiaal liggen dan bij het zeven van levend materiaal (waarbij de polychaeten zich actief door de zeefopeningen bewegen).

Vermelden we nog dat vermelde aantallen alle organismen omvatten, met inbegrip van zeer kleine interstitiële vormen. Deze laatste werden aldus niet zuiver kwantitatief bemonsterd, maar aangezien dezelfde methode voor alle monsters werd toegepast, is een vergelijking van de aantallen dezer organismen tussen de verschillende stalen onderling wel mogelijk.

De biomassa (tabel 1) is uitgedrukt als vers gewicht (W), de schelp bij de bivalven ingerekend. In de berekeningen werden alle specimens van *Echinocardium cordatum* evenals de nemertinen en enkele zeldzaam grote Polychaeta en bivalven weggelaten.

Tabel 1

Aantal, biomassa (vers gewicht per m²) en diversiteitsindex Shannon & Weaver (1963)
De stations in de respectievelijke zones werden gerangschikt naar dalende biomassa.

		Aantal (n/m ²)	Biomassa (mg/m ²)	Diversiteitsindex Mean ± st. error
Ia	M14	5465	28037	3,61 ± 0,12
	M20	4039	22737	3,53 ± 0,11
	M13	3345	21702	3,49 ± 0,23
	M15	4054	19695	3,49 ± 0,18
	M19	3058	18607	3,12 ± 0,24
	M17	1054	14443	3,32 ± 0,26
	M18	1092	10000	3,51 ± 0,16
	M25	1284	9194	4,23 ± 0,16
	M24	1025	8540	3,11 ± 0,16
Ib	M21	1735	27848	3,16 ± 0,17
	M12	4595	22464	3,71 ± 0,29
	M16	1025	17670	3,83 ± 0,08
	M11	2578	9987	3,07 ± 0,22
	M22	529	8645	3,04 ± 0,18
	M23	1388	8122	3,11 ± 0,18
II	M09	1795	9294	3,57 ± 0,10
	M07	981	7543	3,37 ± 0,28
	M02	595	7313	2,72 ± 0,14
	M08	750	7121	2,92 ± 0,19
	M04	210	6764	2,33 ± 0,29
	M10	829	4110	2,86 ± 0,28
III	M01	4075	144896	3,31 ± 0,01
	M05	6040	128586	2,39 ± 0,61
	M1050	1970	31376	3,00 ± 0,71
	Z2	552	15731	2,63 ± 0,15
	Z7	222	10513	2,90 ± 0,22
	M1034	4364	8702	2,06 ± 0,60
	Z9	310	7844	3,11 ± 0,26
	Z8	735	7119	3,22 ± 0,14
	M06	1700	6271	3,01 ± 0,10
	Z1	105	2788	2,37 ± 0,33
	Z6	273	2630	2,57 ± 0,26
	Z5	305	2485	2,78 ± 0,37

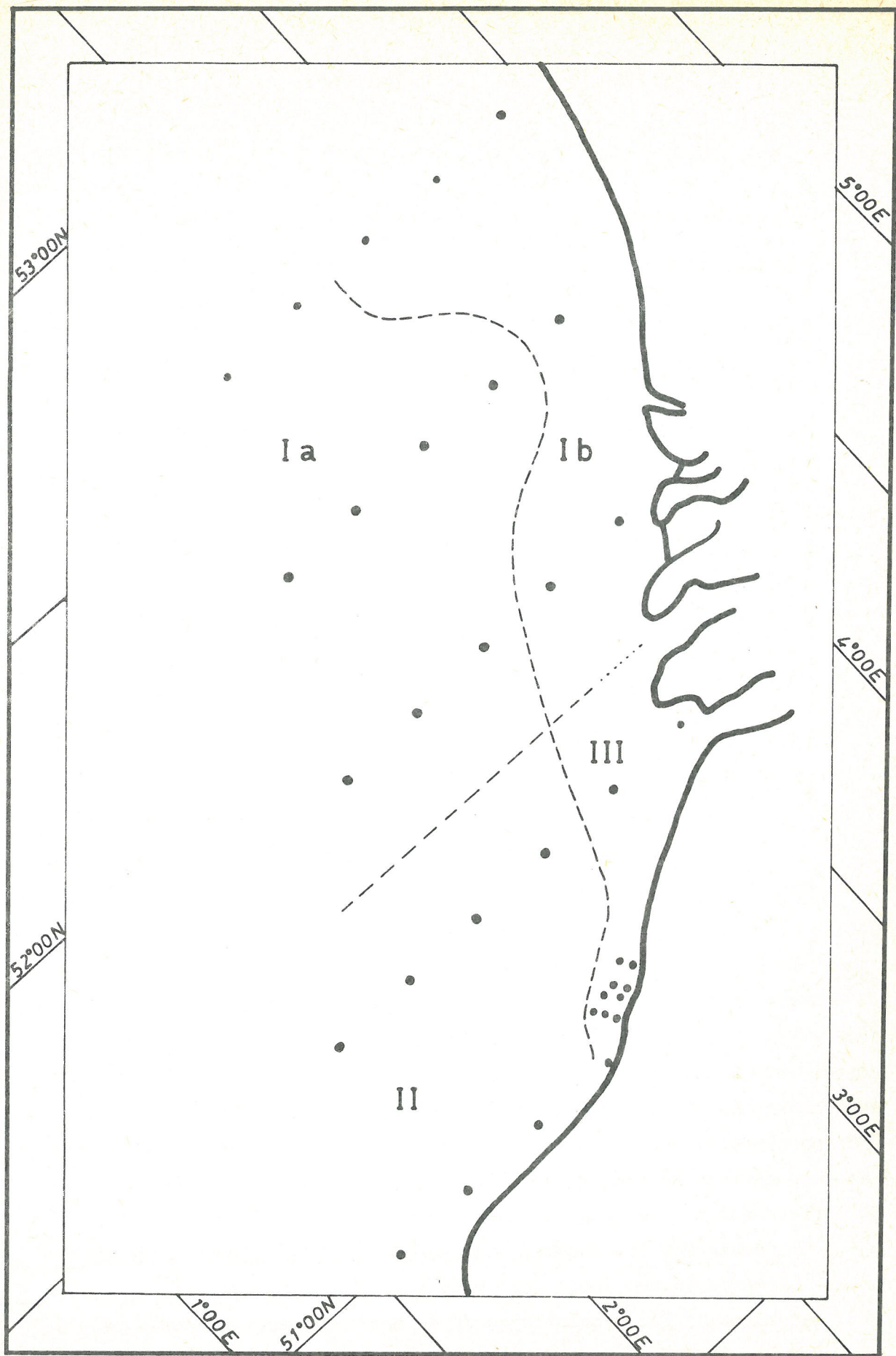


fig. 1.

Faunistische verdeling van het bemonsterd gebied

Tabel 2a

Aantal en vers gewicht per m^2 van het macrobenthos in het Europees gebied
Macoma balthica-gemeenschap.

Onderzoekingsgebied Sediment Auteur	Aantal (n/m ²)	Biomassa (g/m ²)	Gewicht grote niet inbegrepen soorten
Duitse Bocht (arm gebied) Zand + weinig slib Hagmeier (1923)	58	6,94	
Duitse Bocht (rijk gebied) Zand + weinig slib Hagmeier (1923)	358	18,88	11,9 <i>Echinocardium cordatum</i>
Elbe-monding Fijne slib Caspers (1954)	1390		37210 ex. <i>Cardium edule</i>
Oslofjord, Drøbak Zwart zand + <i>Zostera</i> Petersen (1915)	20	4,8	
Ringkøbing-Fjord, Hvide Sande Zand Petersen (1918)	76	41,2	106,4 <i>Mya arenaria</i> 46,4 <i>Cardium edule</i>
Helgoländer Bucht Zand Stripp (1969)	370	12,95	
Helgoländer Bucht Slib-zand Stripp (1969)	4110	98,70	
Askö-Landsort (N-Baltic) Zand tot slib Ankar & Elmgren (1975)	3500	140,0	
Belgische kust Fijne zand + slib Deze studie	200	5,31	<i>Echinocardium cordatum</i>

Gemiddeld gewicht m^{-2} in Ia en Ib respectievelijk 16,9 g W m^{-2} en 15,7 g W, niet significant verschillend, in II echter met 7,0 g W aanzienlijk lager. Nagenoeg 30 % van het vers gewicht in Ia afkomstig van Echinodermata (*Echinocyamus pusillus* en *Ophiura affinis*) en 60 % van Polychaeta t.o.v. Ib, waar 90 % van het vers gewicht gevormd wordt door Polychaeta alleen (*E. pusillus* en *O. affinis* komen enkel nog sporadisch voor).

In faunagroep II schommelt het aandeel van de Polychaeta in de totale biomassa tussen 30,1 en 97,5 %.

De kustzone III tenslotte geeft de meest extreme waarden : W varieert van 2,5 g m^{-2} tot 144,9 g m^{-2} . De *Abra alba*-gemeenschap

Tabel 2b

Aantal en vers gewicht per m^2 van het macrobenthos in het Europees gebied
Abra alba-gemeenschap.

Onderzoekingsgebied Sediment Auteur	Aantal (n/m ²)	Biomassa (g/m ²)	Gewicht grote niet inbegrepen soorten
Helgoländer Bucht Zand + slib Hagmeier (1923)	700	75,50	11,6 <i>Echinocardium</i> 18,4 <i>Aphrodite aculeata</i>
W-Lichtschip Elbe I Zand - slib Caspers (1954)	870		
Lichtschip Elbe I H ₂ S - slib Caspers (1954)	1440		30200 ex. <i>Hydrobia ulvae</i>
Z-Noordzee (Sylt) Zwart zand Blegvad (1922)	145	18,5	12,0 <i>Spisula subtruncata</i>
Grote Belt (Elefantengrund) Detritus + zand Petersen (1918)	232	47,6	50,8 <i>Astarte borealis</i> & <i>Astarte banksii</i>
Oslofjord (Drøbak, Gytta) Petersen (1915)	190	41,4	46,4 <i>Psammochinus miliaris</i> & 28,2 <i>Asterias rubens</i>
Helgoländer Bucht Slib Stripp (1969)	1615	43,75	
Kieler Bucht Arntz (1971)		87,5	<i>Cyprina islandica</i>
Belgische kustzone (III) Fijn zand + slib Deze studie	2228	39,22	<i>Echinocardium cordatum</i> , nemertinen

vertoont een gemiddeld van $39,2 \text{ g m}^{-2}$ de *Macoma balthica*-gemeenschap een veel lagere waarde : $5,3 \text{ g m}^{-2}$. Zoals blijkt uit tabel 3 is het overwicht in de biomassa gelegen bij de bivalven (gemiddelde 45 % van het totaal in de *Abra alba*- en 90 % in de *Macoma balthica*-gemeenschap).

Vergelijkend met andere localiteiten (tabel 2) is de gevonden *M. balthica*-zone arm te noemen.

2.- Jaarlijkse fluctuatie in aantal en biomassa

Van punten M 16 en M 20 werden respectievelijk over de periode 10-10-1973 tot en met 10-7-1975 en van 11-1-1972 tot en met 12-7-1975 de aantallen en biomassa van de meest representatieve soorten beschouwd

Tabel 2c

Aantal en vers gewicht per m² van het macrobenthos in het Europees gebied
Venus gallina-gemeenschap.

Onderzoekingsgebied Sediment Auteur	Aantal (n/m ²)	Biomassa (g/m ²)	Gewicht grote niet inbegrepen soorten
Duitse Bocht Fijn en grof zand Hagmeier (1923)	116	14,98	13,2 <i>Echinocardium cordatum</i>
N Borkum en NNW Eemsmonding Zand Hagmeier (1923)	173	8,60	16,5 <i>Echinocardium cordatum</i>
Z-Noordzee Zuiver grof zand Blegvad (1922)	90	10,1	
Kattegat, ZO Muldbjergene Zand + weinig detritus Petersen (1918)	284	26,00	312,8 <i>Echinocardium cordatum</i> & 57,6 <i>Cyprina islandica</i>
Oslofjord (Z-Drøbak) Zwart zand Petersen (1915)	86	17,8	
Oslofjord (Z-Drøbak) Zwart, fijn zand Petersen (1915)	58	18,1	47,0 <i>Echinocardium cordatum</i>
Helgoländer Bucht Grof zand Stripp (1969)	315	18,30	
Helgoländer Bucht Gemiddeld zand Stripp (1969)	690	16,25	
Z-Noordzee (Ia) Gemiddeld zand Deze studie	2713	16,99	<i>Echinocardium cordatum</i> & nemertinen
Z-Noordzee (Ib) Gemiddeld zand Deze studie	1975	15,79	<i>Idem</i>
Z-Noordzee (II) Gemiddeld zand Deze studie	860	7,02	<i>Idem</i>

(tabellen 1 en 3). Deze species zijn *Eteone longa*, *Nephtys cirrosa*, *Spiophanes bombyx* en *Scolelepis bonnierii* voor M 16, samen 80 % uitmakend van de totale biomassa; voor M 20 *Nephtys cirrosa*, *Glycera capitata*, *Spio filicornis* en *Spiophanes bombyx*, samen 60 % van de biomassa (*Ophiura affinis* — een langzaam groeiend speciesbuiten beschouwing latend).

Tabel 3

Verhouding van de systematische groepen naar biomassa (vers gewicht)

		Polychaeta	Gastropoda	Bivalven	Mysidacea	Cumacea	Amphipoda	Decapoda	Echinodermata
I a	M13	54,8	1,7	3,7	1,5	0,1	1,4	-	36,8
	M14	38,0	1,0	6,7	0,5	0,3	1,6	1,1	50,7
	M15	28,5	1,2	16,9	2,1	0,2	0,7	-	47,7
	M17	96,5	0,6	0,1	-	0,1	1,8	0,1	0,5
	M18	75,5	0,3	3,0	3,7	-	1,6	-	15,8
	M19	72,7	0,3	0,3	1,2	-	5,2	0,1	20,3
	M20	35,5	0,1	2,8	2,1	0,7	6,2	0,4	52,1
	M24	88,9	4,1	1,2	-	0,2	1,4	1,3	4,0
	M25	56,1	0,6	1,1	0,5	3,4	3,3	5,2	29,9
I b	M11	92,7	-	0,9	5,2	0,1	0,9	0,2	-
	M12	82,1	-	0,7	5,0	0,2	4,1	-	7,8
	M16	87,5	0,6	0,1	1,3	0,1	0,9	0,6	8,9
	M21	97,8	-	0,7	0,1	-	1,2	0,1	-
	M22	92,5	-	4,8	1,2	-	1,1	-	-
	M23	84,0	-	3,7	2,8	0,2	2,5	1,7	4,9
II	M02	97,5	-	0,8	0,4	-	1,0	-	-
	M04	95,6	-	4,3	-	-	-	-	-
	M07	63,6	-	0,5	6,5	-	1,1	-	28,4
	M08	91,6	-	1,0	0,7	-	-	-	6,5
	M09	51,3	-	39,4	-	-	-	-	0,3
	M10	30,1	3,2	2,6	6,8	-	4,3	-	52,2
III	M01	7,6	-	92,3	-	-	-	-	-
	M05	56,4	-	42,8	-	-	-	-	-
	M06	61,5	-	32,7	-	4,2	0,2	-	1,2
	M1034	94,7	-	5,1	-	0,1	0,1	-	-
	M1050	42,0	-	57,5	-	-	0,3	0,2	-
	Z1	9,1	-	89,6	-	1,3	-	-	-
	Z2	47,9	-	50,3	-	-	1,8	-	-
	Z5	84,8	-	14,7	-	0,1	0,4	-	-
	Z6	5,1	-	86,0	-	2,1	0,8	1,9	4,1
	Z7	64,0	-	32,9	-	-	0,1	-	3,1
	Z8	8,2	-	89,3	-	0,9	1,3	-	-
	Z9	70,3	-	29,4	-	0,1	0,1	-	-

2.1.- Aantalsfluctuatie

Eteone longa (M 16) : hoogste densiteiten in de maanden mei-juli, met maximum in juli (10-7-1975 : 664 m^{-2}). Deze hoge aantallen te wijten aan het grote aantal jonge individuen. Laagste densiteit tijdens de wintermaanden (3-12-1974 : 36 m^{-2}). Verhouding zomer (mei-oktober)-winter (november-april) : 3,8 : 1 .

Nephtys cirrosa (M 16 en M 20), volgt dezelfde trend als *E. longa*, doch de verschillen tussen zomer- en winterstalen zijn minder uitgesproken. Zomer-winter : 1,2 : 1 (M 16) en 1,5 : 1 (M 20).

Glycera capitata (M 20) : Hoogste densiteit juni-juli (uitgenomen voor het jaar 1974) maximum : 140 m^{-2} (5-7-1972) en 57 (12-7-1975). Verhouding zomer-winter : 2,1 : 1 .

Spio filicornis (M 20) : maximum mei-juli (jonge stadia in het macrobenthos), zomer-winter verhouding : 7,8 : 1 .

Spiophanes bombyx (M 16 en M 20) : zelfde trend als *Spio filicornis*. De monsternames van 10-10-1973 en 18-4-1974 (M 16) vertonen een opmerkelijk hoger aantal dan de volgende jaren. Zomer-winter : 3,0 : 1 (M 16, resultaten van 10-10-1973 en 18-4-1974 buiten beschouwing gelaten) en 2,7 : 1 (M 20).

Scolelepis bonnierii (M 16) maximum in juli (18-7-1974 : 47 m^{-2} , 10-7-1975 : 77 m^{-2}). Zomer-winterverhouding : 3,0 : 1 .

Stripp (1969) vermeldt voor de seizoenale fluctuatie van het macrobenthos in de Helgoländer Bucht een gemiddelde verhouding van 1,5 op 1 wat betreft aantal individuen zomerstalen (mei-november) t.o.v. winterstalen (december-april).

2.2.- Biomassafluctuatie

Eteone longa (M 16) maximum in juli-oktober. Zomerbiomassa-winter 4,5 : 1 . *Standing crop* van juli-september tot de gemiddelde jaarlijkse biomassa (periode 30-5-1974 tot 29-4-1975) : 1,5 : 1 .

Nephtys cirrosa (M 16 en M 20) de verspreiding van de biomassa in de tijd volgt niet de trend van de aantallen. De biomassa is tijdens de winterperiode weinig lager, soms hoger dan die in de zomer. Verhouding zomer-winterwaarden : 1,2 : 1 (M 16) en 1,5 : 1 (M 20). Biomassa

juli-september : gemiddelde jaarlijkse biomassa : 1 : 1 (M 16, periode 30-5-1974 tot 29-4-1975) en 1 : 1 (M 20, periode 1-5-1974 tot 28-4-1975).

Glycera capitata (M 20) zomer-winter : 2,3 : 1 . Biomassa juli-september t.o.v. jaargemiddelde : 1 : 1 .

Spio filicornis (M 20) uitgesproken maxima in juni en juli. Zomer-winterbiomassa : 7,4 : 1 . De waarden van de maanden juni-juli bedragen 2,4 maal de gemiddelde biomassa op jaarbasis (periode 1-5-1974 tot 19-4-1975).

Spiophanes bombyx (M 16 en M 20) de verhouding zomer-winterwaarden voor M 20 : 3,1 : 1 . Een vergelijking met het jaargemiddelde is noch op punt M 16 noch op M 20 verantwoord gezien het onstabiel karakter van de populatie.

Scolecopsis bonnierii (M 16) zomer-winterverhouding : 1,3 : 1 . Zomerbiomassa-jaargemiddelde : 1,3 : 1 .

De seizoenale fluctuatie van de vier species samen geven volgend beeld; aantalsfluctuatie zomer-winter : 1,8 : 1 (M 16); zomer-winter : 2,8 : 1 (M 20); biomassafluctuatie zomer-winter : 1,7 : 1 (M 16), 2,1 : 1 (M 20). Biomassa periode juli-september t.o.v. het jaargemiddelde 1 : 1 (M 16) en 1 : 1 (M 20).

In de Helgoländer Bucht (*Abra-alba*-gemeenschap) varieert de biomassa gelijklopend met de aantallen, zomer-winterverhouding gemiddeld 1,4 : 1 [Stripp (1969)]. Waar de individuen-aantallen hun maximum in juli bereiken valt de grootste biomassa eerst in september en oktober. Arntz (1971) vond voor lang levende organismen zoals *Astarte* sp., *Macoma* sp. en *Nephtys hombergii* geen seizoenale variatie. De biomassa van de macrobenthische fauna in het Nederlandse waddengebied vertoont een regelmatige fluctuatie : maximaal tijdens juli-september, minimaal in december-maart, zomerbiomassa 125 tot 175 % van het jaargemiddelde [Beukema (1974)].

3.- Productie

In de literatuur zijn slechts enkele schaarse gegevens omtrent productie van het macrobenthos gekend. Sanders (1956) berekende de productie van *Nephtys incisa* op 2,1 maal de gemiddelde jaarbiomassa, in de *Nephtys incisa*-*Yoldia limatula* gemeenschap van Long Island Sound. Als gemiddelde $\frac{P}{B}$ waarde voor lang levende organismen werd 2,1 aangenomen, voor kort levende met 2 generaties per jaar, de verhouding 5.

Arntz (1971), uitgaande van het verschil tussen minimum en maximumbiomassa komt tot een $\frac{P}{B}$ ratio van 1,7 voor *Abra alba*, 2 voor *Gastrosaccus spinifer*, 3 voor *Pectinaria koreni* en 0,8 voor *Ophiura albida*. Golikov en Scarlato (1970) vinden een verhouding van 0,55 voor *Spisula sachalinensis* aan de westkust van Japan. In het kader van een uitgebreid benthisch onderzoek aan de kust van Northumberland werd door Buchanan en Warwick (1974) een benadering van de totale productie van de aanwezige gemeenschap gegeven. Uit deze gegevens kunnen we de $\frac{P}{B}$ verhoudingen afleiden, deze bedragen respectievelijk voor *Heteromastus filiformis* 1,0 ; *Spiophanes kroyeri* 1,4 ; *Glycera rousi* 0,4 ; *Lumbrineris fragilis* 1,3 ; *Chaetozone setosa* 1,3 en *Abra nitida* 1,8 . Voor de *Macoma balthica*-gemeenschap geven Warwick en Price (1975) volgende cijfers : o.a. *Nephtys hombergii* 1,9 en *Macoma balthica* 0,9 . De productie van *Pectinaria hyperborea* bedraagt naar Peer (1970) 4,3 tot 4,6 maal de gemiddelde jaarlijkse biomassa.

Voor de berekening van de infauna-productie in de zuidelijke Noordzee hebben we ons voornamelijk gebaseerd op de cijfers van Buchanan en Warwick (1974) en Warwick en Price (1975); aldus werden volgende $\frac{P}{B}$ waarden verwerkt : *Nephtys hombergii* en *N. cirrosa* 1,9 ; *Pectinaria koreni* 4 ; overige Polychaeta 1,3 ; Crustacea 3,5 - gemiddelde uit 5 [Sanders (1956)] en 2 [Arntz (1971)] - *Abra alba* 1,7 ; *Macoma balthica* 0,9 ; *Spisula* spp. 0,5 . Een waarde voor *Tellina fabula*, *T. tenuis* en *T. pygmaea* werd in de literatuur niet teruggevonden, daar het organismen zijn die slechts tijdens de eerste levensjaren een snelle groei vertonen, zoals *Macoma balthica* werd ook hier de factor 0,9 weerhouden. Overige bivalven (meestal langlevende species) 0,5 . Echinodermata 0,8 [Arntz (1971) voor *Ophiura albida*],

alhoewel deze waarde ons hoog toeschijnt voor een zeer traag groeiend organisme.

De gegeven biomassa's (tabel 1) zijn hier uitgedrukt als vers gewicht, voor produktiestudies in het echter wenselijk met organische C-gehaltes (asvrijdrooggewichten) te werken. Daarom werd een conversiefactor ingevoerd, die bedraagt respektievelijk voor Polychaeta 0,133 ; Crustacea 0,150 ; bivalven 0,055 ; Ophiuroidea 0,122 en Echinoidea 0,033 [naar Lie (1968)]. Rekening houdend met de verhouding zomer-gemiddelde jaarbiomassa (cf. biomassafluctuaties) werden volgende produktiecijfers berekend (asvrijdrooggewicht) :

$$\begin{array}{ll} \text{zone Ia : } 2,20 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1} & \text{zone Ib : } 3,22 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1} \\ \text{zone II : } 0,99 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1} & \text{zone III : } 4,25 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1} . \end{array}$$

De produktie in Ia, Ib en II vertoont weinig variatie, in tegenstelling tot III waar de waarden uiteenlopen van 0,2 g tot $26,6 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (fig. 2). De laagste cijfers zijn te situeren onder de wal (Z 1 en Z 6, respektievelijk 0,2 en $0,3 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$), de hoogste in M 01, M 05 en M 1050, respektievelijk 5,8 ; 6,1 en $26,6 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, waar *Abra alba* en *Pectinaria koreni* abundant zijn.

Als voornaamste soorten in de totale produktie dienen we *Nephtys cirrosa* en *N. hombergii* te vermelden, de eerste soort draagt voor respektievelijk 45 % , 70 % en 38 % bij in de totale produktie van Ia, Ib en II, het aandeel van de tweede soort bedraagt 38 % in III. De verhouding produktie-gemiddelde biomassa is in de twee "kustgebieden" (Ib : 1,8 ; III : 1,9) iets hoger dan in de twee overige zones (Ia : 1,5 en II : 1,5). Ook de gemiddelde produktie ($3,2$ en $4,2 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) is in Ib en III hoger, wat het vermoeden bevestigt dat de kustgebieden produktiever zijn.

Gegevens over totale benthische produktie (*partim* macrobenthos) uit andere gebieden zijn zeldzaam. Sanders (1956) meldt een gemiddelde van $29,6 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ in de *Nephtys incisa*-*Yoldia limatula* gemeenschap, Buchanan en Warwick (1974) $1,74 \text{ g}$ voor de *Brissopsis lyrifera*-*Amphiura chiajei* gemeenschap en Warwick en Price (1975), $13,2 \text{ g}$ voor

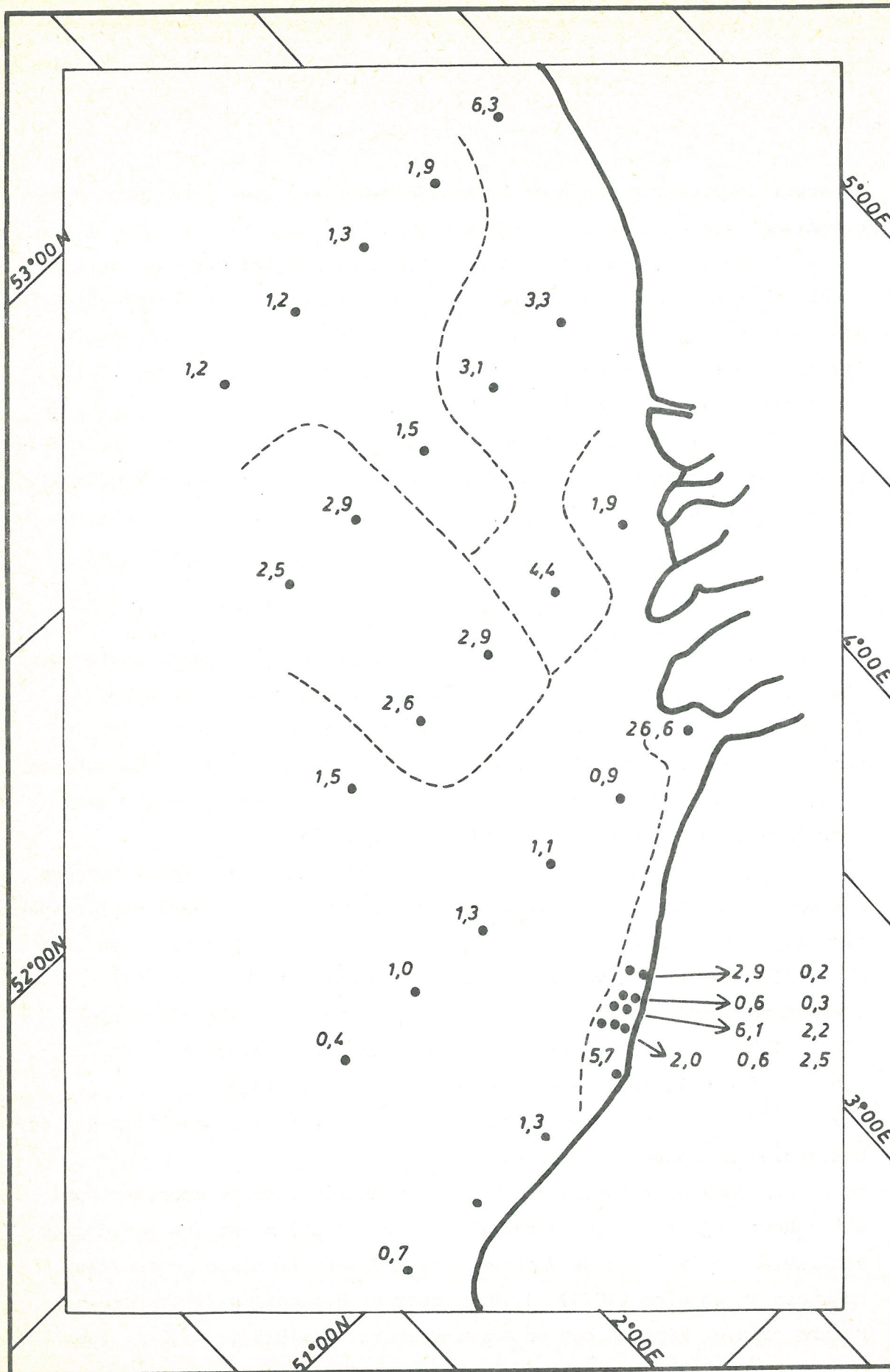


fig. 2.

Produktie ($\text{g m}^{-2} \text{v}^{-1}$ asyniidrooggewicht)

een litorale *Macoma balthica* gemeenschap. De waarden bekomen in de studie van de zuidelijke Noordzee vallen dus in dezelfde range.

4.- Het macrobenthos in de trofische keten

4.1.- Belangrijkste species van infauna en epifauna en hun voedingswijze

Harmathoë lunulata (DELLE CHIAJE, 1841)

Leeft als commensaal met andere polychaeten, zoals *Lanice conchilega*, *Neomphitrite figulus*, *Polycirrus auranthacus* en andere Terebellidae. Verspreiding van deze soort is in de zuidelijke Noordzee verbonden met het voorkomen van *Lanice conchilega*.

Pholoë minuta (FABRICIUS, 1780)

Aangenomen wordt dat dit species een carnivoor is [Hartmann-Schröder (1971)]. Vrij algemeen in de Noordzee verspreid op zachte bodems, bestaande uit kleilig en slib-zand. *P. minuta* is in zone III het meest talrijk op punt M 05 met slibgehalte 42,4 % en 1,54 % org. C .

Eteone longa (FABRICIUS, 1780)

Michaelis (1971) vermeldt *E. longa* als carnivoor, predaterend op *Scolelepis squamata*; volgens Khlebovich (1959) voedt de soort zich nagenoeg uitsluitend met *Spio filicornis*. In het Deltagebied bestaat het voedsel waarschijnlijk ook uit andere spioniden [Wolff (1973)]. Aan de hand van darminhoudenkonden we volgende dieren als prooidieren noteren : *Spio filicornis*, *Heteromastus filiformis* en *Spiophanes bombyx*, diatomeeën werden eveneens aangetroffen. *E. longa* prefereert fijn en slib-zand, is minder algemeen in gemiddeld zand; in het Deltagebied wel aanwezig in slib [Wolff (1973)]. Volgens Smidt (1951), Muus (1967) en Schulz (1969) heeft het species geen speciale voorkeur, en bewoont alle bodemtypes. In de zuidelijke Noordzee treffen we de grootste dichtheden aan in gemiddeld zand met enig slibgehalte (0,5 tot 2,8 %) doch de grootste biomassa is waargenomen op M 05 (mediane zandfractie 159 , slibgehalte 42,4 %).

Hesionura augeneri (FRIEDRICH, 1937)

Het betreft hier een weinig gekend species dat totnogtoe slechts

bekend was van Helgoland [Hartmann-Schröder (1971)], Arcachon en slechts zeer onlangs beschreven van de zuidelijke Noordzee [Wolff en Stegenga (1975)].

Hoewel het in feite een meiobenthische soort betreft — althans wat zijn lengte betreft, Hartmann-Schröder (1971) noemt een lengte van 3,2 mm, Wolff en Stegenga (1975) tot 20 mm, in onze stalen troffen we regelmatig individuen tot 10 mm lengte en groter — bleven toch een groot aantal op de zeef liggen.

Aan de hand van de proboscidale armatuur neemt men aan dat *H. augeneri* een carnivoor is [Wolff en Stegenga (1975)] wat bevestigd wordt door onze waarnemingen, negen ex. werden aangetroffen met nog Harpacticcoidea in de darmtractus en een met een nematode, of deze laatste kon verteerd worden is niet duidelijk.

De grootste aantallen (545 tot 750 m^{-2}) komen voor in sedimenten met een mediane korrelgrootte groter dan 400μ , kleinere dichtheden in bodems met 250 tot 400μ mediane korrelgrootte. De soort is ook nog, hetzij schaars, aanwezig in fijn zand. Er blijkt dus een duidelijke preferentie te bestaan voor grovere sedimenten.

Anaitides subulifera (ELIASON, 1962)

Enkel bekend van Helgoland [Hartmann-Schröder en Stripp (1968)], Skagerrak en Kattegat [Eliason (1962)] en Duitse Bocht [Rachor en Gerlach (1975)]. Aan de hand van gegevens uit darminhouden kan de soort als carnivoor beschouwd worden, prooidieren nagenoeg uitsluitend bestaand uit spioniden, nl. *Scolelepis bonnieri*, *Spiophanes bombyx* en waarschijnlijk ook *Spio filicornis*. In de literatuur konden geen andere gegevens gevonden worden.

A. subulifera toont een voorkeur voor zandbodems met mediane korrelgrootte groter dan 250μ en laag slibgehalte.

Anaitides mucosa (OERSTED, 1843)

Levenswijze : carnivoor. Prefereert fijn tot gemiddeld zand, vermengd met slib. Hoogste aantallen op M 01 (470 m^{-2}), beperkt in zijn verspreiding tot de kustzone (zone III en "kuststations" M 11, M 16 en M 21 van Ib).

Eumida sanguinea (OERSTED, 1843)

Hartmann-Schröder (1971) beschouwt *E. sanguinea* als carnivoor. In het Deltagebied vertoont het species een uitgesproken voorkeur voor fijn en modderig zand, en wordt nagenoeg altijd samen aangetroffen met *Lanice conchilega* [Wolff (1973)].

In het beschouwde gebied stemt de verspreiding overeen met die van *A. mucosa*, met preferentie voor fijn tot gemiddeld zand.

Exogone hebes (WEBSTER en BENEDICT, 1884)

Een exemplaar met harpacticide in darm. Literatuurgegevens ontbreken verder. Hoogste densiteiten in Ia met duidelijke preferentie voor een grof substraat (346 tot 406 μ) en grotere dieptes.

Exogone naidina (OERSTED, 1845)

Levenswijze : carnivoor ? (een ex. met harpacticide in darm), verdere literatuurgegevens ontbreken. Verspreiding beperkt tot Ia met hoogste densiteiten in gemiddeld zand (281 μ tot 400 μ) . Wolff (1973) vermeldt *E. naidina* in het Deltagebied in bodems met mediane korrelgrootte van 180 μ tot 220 μ (litorale zone).

Nephtys cirrosa (EHLERS, 1868)

Is een carnivoor volgens Clark (1962), Sanders *et al.* (1962) suggereren echter een niet-exclusieve carnivore voedingswijze. Gezien de twijfel werd *N. cirrosa* in tabel 4 opgenomen als omnivoor, in de diagrammen (fig. 3, 4, 5, 6) wordt *N. cirrosa*, evenals *N. hombergii* afzonderlijk vermeld. De soort verkiest sedimenten met een mediane korrelgrootte van 310 tot 200 [Clark en Haderlie (1960)]. Wolff (1973) vermeldt een preferentie van 250 tot 500 in het Deltagebied. In de zuidelijke Noordzee is *N. cirrosa* afwezig in fijne sedimenten of althans in zeer geringe aantallen aanwezig en dan samen met *N. hombergii*.

Nephtys hombergii (SAVIGNY, 1818)

Volgens Blegvad (1914) predateert de soort op andere kleine Polychaeta, Crustacea en jonge Mollusca, eet echter ook diatomeeën, detritus en zand. Warwick en Price (1975) konden echter geen spoor van detritus terugvinden in de darm. Zoals *N. cirrosa* werd *N. hombergii* in

Tabel 4

Verhouding van de trofische groepen naar biomassa (vers gewicht)

		Suspension feeders	Non-selective deposit-feeders	Selective deposit-feeders	Predators	Omnivores	Food unknown
I a	M13	0,7	0,2	17,5	7,0	69,0	5,6
	M14	2,3	0,9	24,9	6,4	64,4	1,1
	M15	7,0	1,3	32,2	5,8	52,7	1,0
	M17	0,2	3,0	13,0	12,0	71,0	0,8
	M18	1,0	6,4	25,2	21,1	45,5	0,8
	M19	0,5	0,9	34,8	4,7	58,0	1,1
	M20	0,9	5,0	10,4	20,2	53,9	9,6
	M24	1,2	0,4	30,7	29,8	37,9	-
	M25	1,0	1,9	24,9	19,2	45,1	7,9
	Mean	1,6	2,2	23,7	14,0	55,3	
I b	M11	0,9	5,0	10,4	20,2	53,9	9,6
	M12	1,3	5,7	14,4	15,1	62,1	1,4
	M16	0,1	3,9	6,8	26,4	61,4	1,4
	M21	0,7	-	18,8	8,8	71,2	0,5
	M22	5,1	0,4	6,4	9,2	78,4	0,5
	M23	3,7	4,1	41,3	4,2	45,2	1,5
	Mean	1,9	3,2	16,3	13,9	62,0	
II	M02	0,8	50,6	2,6	0,6	45,2	0,2
	M04	4,3	94,6	0,5	0,1	0,5	-
	M07	0,5	32,0	7,7	3,9	52,1	3,8
	M08	0,9	1,1	8,2	34,5	52,3	3,0
	M09	3,8	3,2	45,9	15,6	30,1	1,4
	M10	6,9	14,9	5,3	9,6	62,9	0,4
	Mean	2,9	32,7	11,7	10,7	40,5	
III	M01	52,6	0,1	42,1	0,8	4,4	-
	M05	3,7	2,0	75,6	0,9	11,5	6,3
	M06	1,4	9,3	54,5	0,3	31,4	3,1
	M1034	1,3	1,1	76,4	6,2	14,6	0,4
	M1050	4,1	0,5	94,0	0,7	0,3	0,4
	Z1	1,4	0,3	88,2	-	8,8	1,3
	Z2	11,7	-	41,2	-	47,0	0,1
	Z5	7,6	0,6	11,8	0,2	79,2	0,6
	Z6	1,5	-	87,4	1,9	7,1	2,1
	Z7	1,6	-	32,5	-	65,7	0,2
	Z8	1,4	-	89,7	1,4	5,5	2,0
	Z9	0,7	0,8	30,2	0,3	67,6	0,4
	Mean	7,4	1,2	60,3	1,1	28,6	

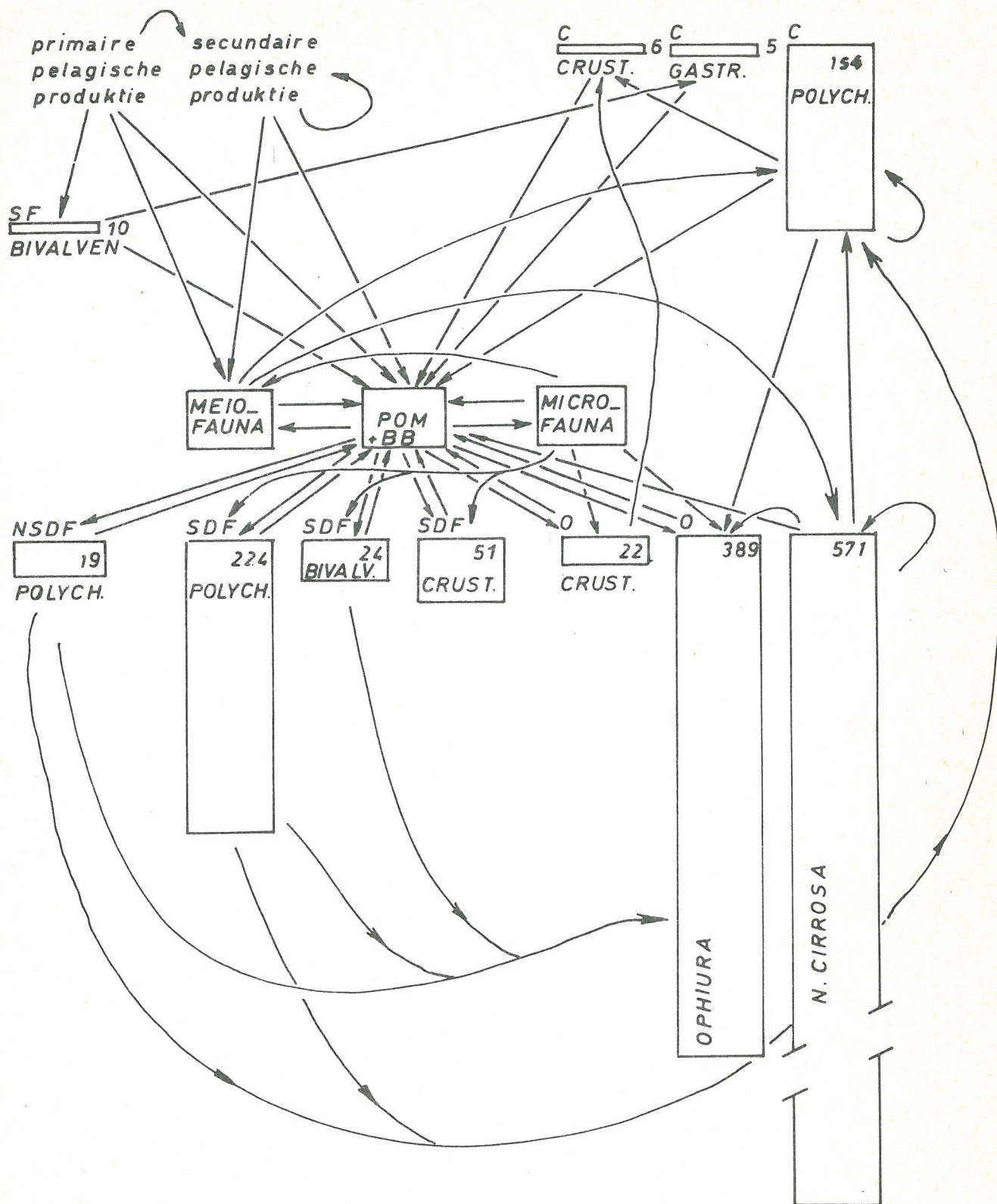


fig. 3.

Major feeding pathways in zone Ia

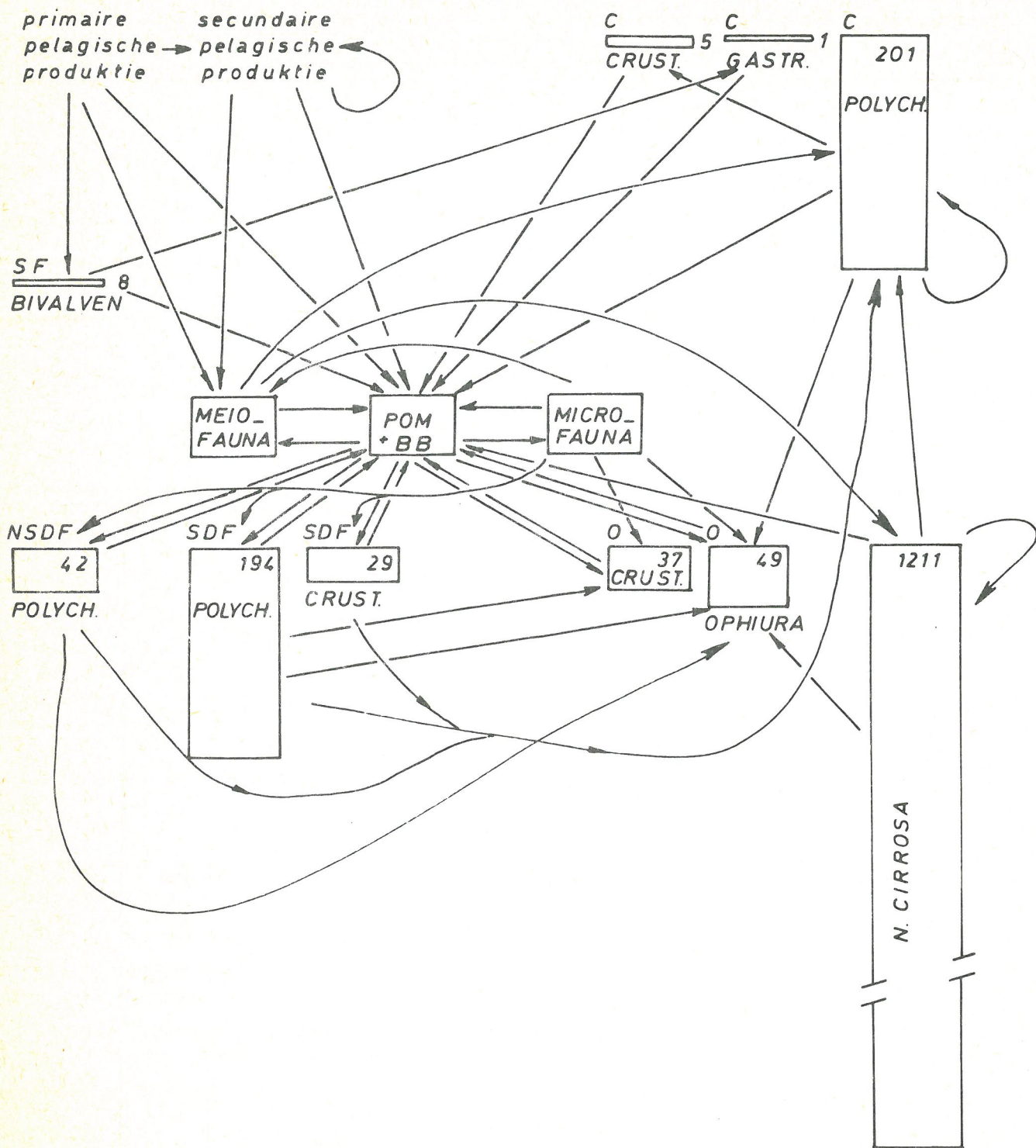


fig. 4.

Major feeding pathways in zone Ib

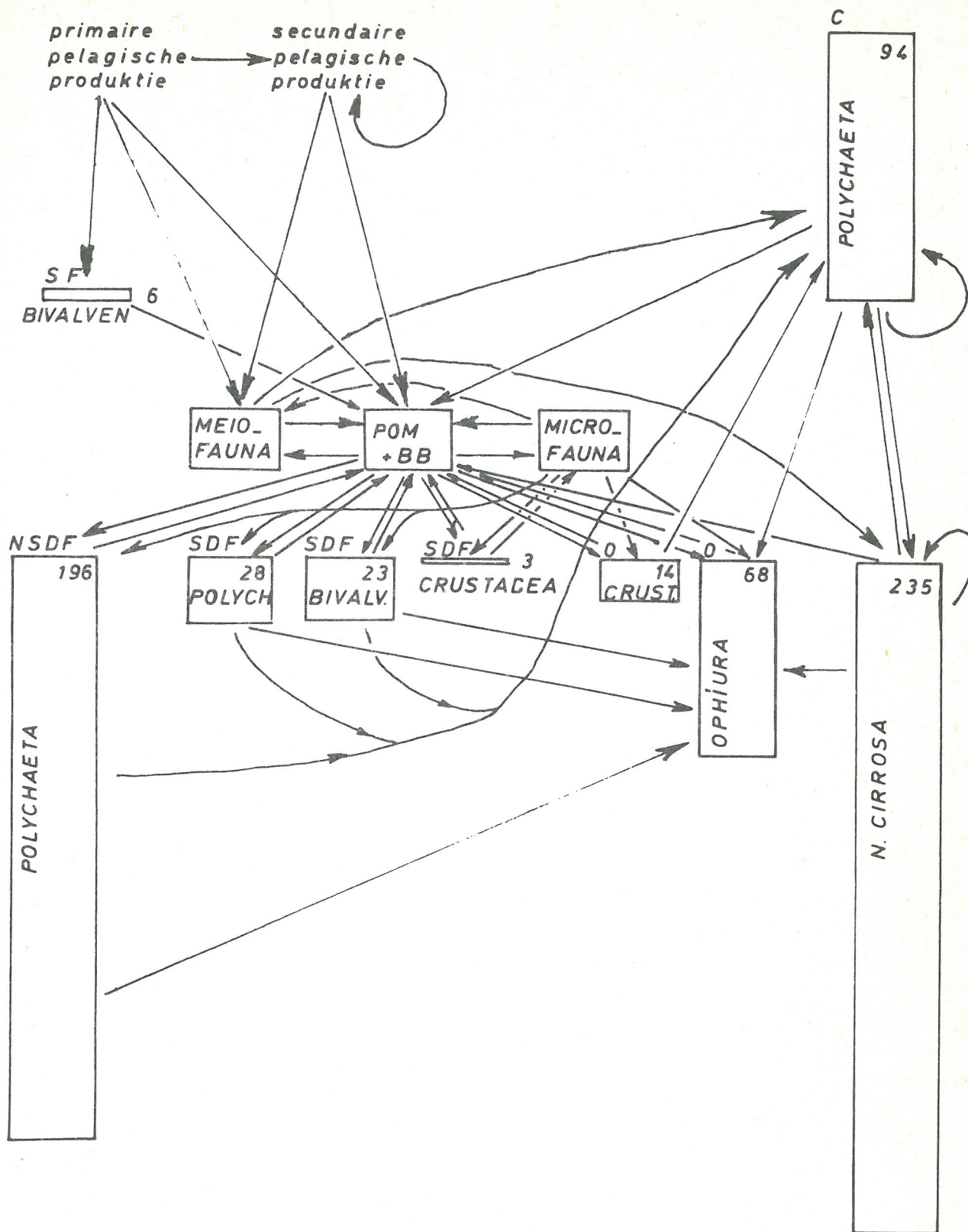


fig. 5.

Major feeding pathways in zone II

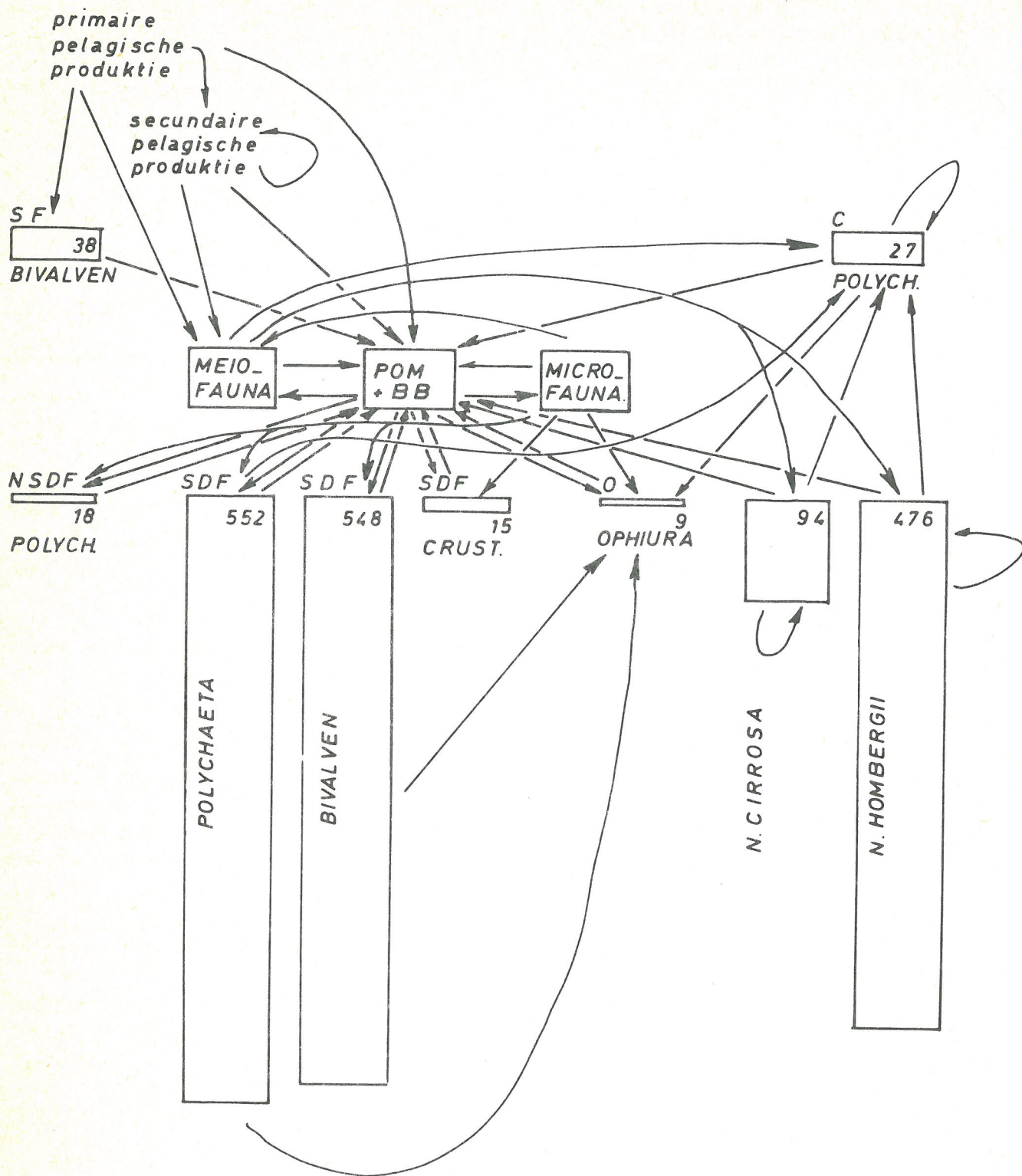


fig. 6

Major feeding pathways in zone III

tabel 4 opgenomen als omnivoor, doch afzonderlijk vermeld in de trofische diagrammen (fig. 3, 4, 5, 6).

De sedimentpreferentie is duidelijk verschillend t.o.v. *N. cirrosa* en *N. longosetosa*, nl. bodems met een mediane korrelgrootte van 250 tot 63 μ voor *N. hombergii* en 500 tot 300 μ voor beide andere. Kirkegaard (1969) vermeldt *N. hombergii* als een van de meest algemene polychaeten in de Noordzee, aanwezig in elk soort bodem doch met een voorkeur voor zand-slib tot zand-klei. In de zuidelijke Noordzee vertoont *N. hombergii* een duidelijke preferentie voor sedimenten met mediane korrelgrootte kleiner dan 200 μ en hoge slib-klei-gehaltes.

Glycera capitata (OERSTED, 1843)

Aangenomen werd dat *G. capitata* een *selective-deposit-feeder* is [Hartmann-Schröder (1971)], waarbij het voedsel in de kaken wordt genomen en dan naar de mondopening gebracht. Uit darmonderzoek bij jonge individuen, blijkt echter dat *G. capitata* een carnivoor is met voorkeur voor harpacticiden, eenmaal werd een nematode aangetroffen in de darm-tractus en eenmaal een volledig exemplaar *Streptosyllis websteri*. De nauwverwante soort *G. alba*, eveneens voorkomend in de zuidelijke Noordzee, doch minder talrijk, voedt zich nagenoeg uitsluitend met errante polychaeten en kleine Crustacea [Ockelmann en Vahl (1970)]. De glyceride bewoont sedimenten met mediane korrelgrootte van 525 tot 200 μ [Wolff (1973)]. In de Noordzee blijkt ook een duidelijke voorkeur voor grove zandbodems, soms vermengd met klei [Kirkegaard (1969)]. De densiteiten in de zuidelijke Noordzee vertonen een duidelijke preferentie voor sedimenten, waar de mediane korrelgrootte groter is dan 275 μ .

Scoloplos armiger (O.F. MÜLLER, 1776)

In een niet-*selective deposit-feeder*, met voorkeur voor fijn en modderig zand.

Aricidea minuta (SOUTHWARD, 1956)

Gegevens over het voedingstype ontbreken, wel veronderstelt Wolff (1973) dat het hier waarschijnlijk geen *suspension-feeder* is te oordelen naar de anatomie. Verschillende exemplaren werden aangetroffen met diatomeeën in de darm, een exemplaar met een nematode, wat dan zou wijzen

op een carnivoor bestaan. In estuaria leeft *A. minuta* in fijn en modderig zand (175 tot 130 μ) [Wolff (1973)]. In de Noordzee in gemiddeld zand met slib-kleigehaltes tot 2,8 % (zone Ia).

Spio filicornis (O.F. MÜLLER, 1766)

Voeding : zowel *suspension-feeding*, als *selective deposit-feeding*. Bij de verwerking der gegevens wordt *S. filicornis* verder als *selective deposit-feeder* beschouwd.

Spiophanes bombyx (CLAPAREDE, 1870)

De soort zou zich, zoals vele spioniden gedragen als een *selective deposit-feeder* [Hartmann-Schröder (1971)].

Zoals *Spio filicornis*, is *S. bombyx* wijd verspreid in de zuidelijke Noordzee.

Aonides paucibranchiata (SOUTHERN, 1914)

Waarschijnlijk een *selective deposit-feeder*. Meestal op grof zand [Hartmann-Schröder en Stripp (1968); Kirkegaard (1969)]. De waarnemingen in het bemonsterde gebied zijn afkomstig van gemiddeld zand met preferentie voor bodemtypes met mediane korrelgrootte groter dan 300 μ .

Scolecopsis bonnieri (MESNIL, 1896)

Literatuurgegevens omtrent voeding ontbreken, ons ligt een exemplaar voor met kleine Crustacea in de darm, wat wijst op een carnivoor type, met als nauwverwante soort *S. foliosa* die zich met juveniele bivalven voedt [Hartmann-Schröder (1971)]. Verspreiding : in bodemtypes met mediane korrelgrootte van 370 tot 135 μ in het Deltagebied [Wolff (1973)]. Kirkegaard (1969) : bodems met fijn tot grof zand. Uit de verspreiding in de zuidelijke Noordzee blijkt een duidelijke voorkeur voor gemiddeld zand (mediaan begrepen tussen 200 en 275 μ en een slib-kleigehalte van 0,6 tot 2,0 %).

Magelona papillicornis (O.F. MÜLLER, 1858)

Zowel *suspension-feeder*, als *selective deposit-feeder* [Jones (1968)]. De soort wordt in verdere berekeningen beschouwd als SDF. Geprefereerde bodems : fijn zand, doch ook gemiddeld en slib-zand [Wolff (1975)].

Chaetozone setosa (MALMGREN, 1867)

Mogelijk een *selective deposit-feeder*. Volgens Kirkegaard (1969) slechts weinig gebonden aan een bodemtype en algemeen verspreid in de Noordzee. Gibbs (1969) en Wolff (1973) vermelden de soort als typisch voor zandbodems. Uit deze studie blijkt de grootste dichtheid in zandbodems met korrelgrootte van 200 tot 350 μ .

Ophelia limacina (RATHKE, 1843)

Omwoelt met spits en stevig prostomium het substraat, welke het niet selectief opneemt [Hartmann-Schröder (1971)]. Voorkeur gaat uit naar zuiver zand [Eliason (1962), Hamond (1966), Kirkegaard (1969), Wolff (1973)]. In het door ons onderzocht gebied vonden we de hoogste biomassa's in sedimenten met mediane korrelgrootte groter dan 350 μ en laag slibgehalte, alhoewel de soort ook voorkomt, hetzij zeldzaam in fijn sediment (M 01).

Capitella capitata (FABRICIUS, 1780)

Een *non-selective deposit-feeder*. Alhoewel dikwijls beschouwd als een indicator voor organische pollutie [Reish (1960), Henriksson (1969)], blijkt de soort ook in niet verontreinigde gebieden abundant voor te komen [Wolff (1973)].

Heteormastus filiiformis (CLAPAREDE, 1864)

Zoals de overige capiteliden een *non-selective deposit-feeder* [Dales (1957)]; in gemiddeld en fijn zand.

Pectinaria koreni (MALMGREN, 1865)

Een *selective deposit-feeder*, voedt zich met Foraminifera, ciliaten algen, kleine crustaceën en faeces van Echinodermata en bivalven. Voor-
komen: in fijn zand en slib-zand, vermengd met grof materiaal.

Lanice conchilega (PALLAS, 1766)

L. conchilega is een *selective deposit-feeder*, bewoont zandige sedimenten met een voorkeur voor gemiddeld en fijn zand [Hartmann-Schröder (1971); Wolff (1973)]. In de zuidelijke Noordzee beperkt tot de "kuststations" (M 01, M 05, M 11, M 16, M 21) en deze met relatief hoog slibgehalte (M 06, M 07, M 22).

Polycirrus sp.

Over de voeding is niets bekend, waarschijnlijk een *selective deposit-feeder*. Geen bepaalde preferentie voor enig sediment-type volgens Hartmann-Schröder (1971), Kirkegaard (1969) echter meent dat zandige bodems geprefereerd worden. In zuidelijke Noordzee niet voorkomend op fijn zand, maar in sedimenten met mediane korrelgrootte vanaf 250 μ . Hoogste biomassa's op de diepste plaatsen van het bemonsterd net.

Natica alderi (FORBES, 1838)

Predateert bivalven.

Abra alba (WOOD, 1802)

Deze soort is een *selective deposit-feeder* [Pohlo (1969)] en preferereert sediment met een mediane korrelgrootte van 250 tot 63 μ [Wolff (1973)], 250 tot 100 μ [Glemarec (1964)], 150 tot 100 μ en een slib-klei gehalte groter dan 10 % [Eisma (1966)].

Abra prismatica (MONTAGU, 1803)

Een *selective deposit-feeder* [Pohlo (1969)]

Macoma balthica (LINNAEUS, 1758)

Een *selective deposit-feeder*, doch bij hoog tij kan deze soort ook als *suspensie-feeder* voorkomen [Brafeld en Newell (1961)]. Het voedsel bestaat grotendeels uit micro-organismen [Newell (1965)]. *M. balthica* blijkt op alle types van sediment voor te komen [Smidt (1951)] doch preferereert fijne sedimenten met mediane korrelgrootte van 200 tot 150 μ en 0,5 tot 10 % slib-klei [Eisma (1966)].

Tellina tenuis (DA COSTA, 1778)

Een *suspension* tot *selective deposit-feeder* [Pohlo (1969)].

Tellina fabula (MEUSCHEN, 1781)

Deze soort is een *selective deposit-feeder* [Pohlo (1969)]. Voorkeur voor sedimenten met mediane korrelgrootte van 200 tot 150 μ en 1 tot 10 % slib-klei.

Tellina pygmaea (LOVEN, 1846)

Selective deposit-feeder [Pohlo (1969)]. Wolff (1973) vermeldt preferentie voor bodems met mediane korrelgrootte van 450 tot 290 μ .

Spisula spp., *Astarte triangularis* (MONTAGU, 1803); *Donax vittatus* (DA COSTA, 1778); *Mysella bidentata* (MONTAGU, 1803) en *Montacuta ferruginosa* (MONTAGU, 1808) zijn *suspension-feeders*.

Gastrosaccus spinifer (GOËS, 1864)

Omnivoor [Blegvad (1915)].

Bathyporeia spp. zijn zoals de meeste amphipoden *selective deposit-feeders*, *Corophium* en *Haustorius* zijn echter *filter feeders*.

Diastylis en *Iphinoë*

Selective deposit-feeders.

Crangon crangon L. voedt zich met Polychaeta, Mysidacea, Amphipoda, Cumacea en met bivalven, zij het in mindere mate [Blegvad (1915); Allen (1960)].

Ophiura spp. kunnen zowel carnivoor als detrituseters zijn, ze predateren o.a. op Polychaeta, Crustacea en kleine bivalven [Wolff (1965); Jones (1973)]. In het overzicht en de diagrammen zijn de respectievelijke *Ophiura* spp. als omnivoor gerangschikt.

4.2.- Benthische organismen als prooidieren

De voornaamste predatoren van de infauna (buiten de eigen carnivoren) en de epifauna zijn platvissen. De larvale stadia van *Pleuronectes platessa* predateren op larvale stadia van verscheidene phyla en vnl. op kleine Crustacea (Ostracoda, Copepoda en Cumacea). Juveniele pladijs voedt zich hoofdzakelijk met Polychaeta (*Pectinaria*, *Nereis*) en *Macoma balthica*. Oudere vormen nemen ook *Lanice* tot zich. Vanaf een grootte van 30 cm bestaat het voedsel hoofdzakelijk uit bivalven *Macoma*, *Tellina*, *Ensis*, *Spisula*, *Donax* en *Venus*, en in de tweede plaats uit Crustacea : Mysidacea, garnalen en heremietkreeften. Crustacea (Amphipoda, Mysidacea, Decapoda) en Polychaeta zijn de meest belangrijke prooidieren voor *Limanda limanda*.

Bivalven (vnl. siphonen) vormen tevens een belangrijk aandeel van het dieet. *Echinocardium* en andere Echinodermata worden eerder zelden genomen.

Alle grootteklassen van de tong (*Solea solea*) predateren hoofdzakelijk op polychaeten [Braber en De Groot (1973)].

Garnalen en polychaeten zijn de belangrijkste voedselbron voor jonge kabeljauw (*Gadus morhua*) tot een lengte van 30 cm [Daan (1973)].

4.3.- Trofische ketens in de faunistische groepen

In fig. 3, 4, 5, 6 is het trofisch verband tussen de verscheidene voedingswijzen schematisch weergegeven (vermelde waarden : gemiddelde jaarlijkse biomassa in asvrijdrooggewicht — SF : *suspension-feeders*, NSDF : *non-selective deposit-feeders*, SDF : *selective deposit-feeders*, O : *omnivores*, C : *carnivores*, predators, POM : *particulate organic matter*, BB : *benthic bacteria*). Zoals reeds eerder vermeld neemt *Nephtys cirrosa* in Ia, Ib en II (*Venus gallina*-gemeenschap) een voorname plaats in met respectievelijk 38 % , 68 % en 35 % van het totale asvrijdrooggewicht. Naar belangrijkheid volgen dan de overige Polychaeta (C, SDF en NSDF) en *Ophiura* spp. In II is binnen de Polychaeta het overwicht verschoven naar de *non-selective deposit-feeders* (vnl. *Ophelia limacina*). Het Belgisch kustgebied (III) is vooral gekarakteriseerd door de *selective deposit-feeding* polychaeten (*Pectinaria koreni*) en bivalven (*Abra alba* en *Tellina fabula*); samen vertegenwoordigen deze 62 % van de totale gemiddelde biomassa (zie ook tabel 4). Deze hoge waarden zijn gecorreleerd met het hoge slib-gehalte in dit gebied (tabel 1). De andere groepen en voedingswijzen zijn hier dan ook minder belangrijk, dit in tegenstelling tot Ia, Ib en II. Daaruit volgt dat de complexiteit van de voedingsketen in III minder groot is. Dit blijkt tevens uit de diversiteitsindex [Shannon en Weaver (1963)]; 2,78 gemiddeld in III en respectievelijk 3,49 voor Ia, 3,32 voor Ib en 2,96 voor II (tabel 1).

5.- Conclusies

Het bemonsterd gebied in de zuidelijk Noordzee is onder te verdelen in een aantal faunistische gebieden : een Belgisch kustgebied (III), een Nederlandse kustzone (Ib) en een dieper water zone (Ia en II).

Het Belgisch kustgebied, onder invloed van het Schelde-estuarium, vertoont een geschatte produktie van $4,25 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. Voornaamste species wat aantal en produktie betreft, zijn *Nephtys hombergii*, *Pectinaria koreni*, *Abra alba* en *Tellina fabula*. *Selective deposit-feeding* is hier de belangrijkste voedingswijze.

De Nederlandse kustzone (Ib) produceert $\pm 3,22 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. *Nephtys cirrosa* en de overige carnivore Polychaeta overwegen. Een carnivore levenswijze domineert een *selective deposit-feeding*.

Het open-zee gebied (Ia en II) wordt gekenmerkt door een lagere produktie, respectievelijk $2,20$ en $0,99 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$. Belangrijkste species in de voedselketen : *Nephtys cirrosa*, *Ophelia limacina*, *Ophiura affinis* en de carnivore Polychaeta. De complexiteit van de trofische keten is hier het grootst.

Referenties

- ALLEN, J.A., (1960). On the biology of *Crangon allmani* Kinahan in Northumberland waters, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **39**, 481-508.
- ANKAR, S. en ELMGREN, R., (1975). A survey of the benthic macro- and meiofauna of the Askö-Landsort area, Merenrutkimuslaur, *Julk. Havsforskningsinst. Skr.*, **239**, 257-264.
- ARNTZ, W.E., (1971). Biomasse und Produktion des Makrobenthos in den tieferen Teilen der Kieler Bucht im Jahr 1968, *Kieler Meeresforsch.*, **27**, 36-72.
- BEUKEMA, J.J., (1974). Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea, *Neth. J. Sea Res.*, **8**, 94-107.
- BLEGVAD, H., (1915). Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters, *Rep. Dan. Biol. Stat.*, **22**, 41-78.
- BLEGVAD, H., (1922). Animal communities in the southern North Sea, *Proc. Zool. Soc. London*, 27-32.
- BRABER, L. en DE GROOT, S.J., (1973). The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the southern North Sea, *Neth. J. Sea Res.*, **6**, 163-172.

- BRAFIELD, A.E. en NEWELL, G.E., (1961). The behaviour of *Macoma balthica* L., *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **41**, 81-87.
- BUCHANAN, J.B. en WARWICK, R.M., (1974). An estimate of benthic macro-faunal production in the offshore mud of the Northumberland coast, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **54**, 197-222.
- CASPERS, H., (1954). Biologische Untersuchungen über die Lebensraume der Unterelbe und des Vormündungsgebietes der Nordsee, *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*, **23**, 76-85.
- CASSIE, R.M., (1961). The correlation coefficient as an index of ecological affinities in plankton populations, *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.*, **13**, 151-177.
- CASSIE, R.M. en MICHAEL, A.D., (1968). Fauna and sediments of an intertidal mud flat : a multivariate analysis, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **2**, 1-23.
- CLARK, R.B., (1962). Observations on the food of *Nephtys*, *Limnol. Oceanogr.*, **7**, 380-385.
- DAAN, N., (1973). A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod, *Gadus morhua*, *Neth. J. Sea Res.*, **6**, 479-517.
- DALES, R.P., (1957). Some quantitative aspects of feeding in sabellid and serpulid fan worms, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **36**, 309-316.
- EISMA, D., (1966). The distribution of benthic marine molluscs off the main Dutch coast, *Neth. J. Sea Res.*, **3**, 107-163.
- ELIASON, A., (1962). Die Polychaeten der Skagerrak-Expedition 1933, *Zool. Bidr. Uppsala*, **33**, 207-293.
- FAGER, E.W., (1957). Determination and analysis of recurrent groups, *Ecology*, **33**, 586-596.
- GIBBS, P.E., (1969). A quantitative study of the polychaete fauna of certain fine deposits in Plymouth Sound, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **49**, 311-325.
- GLEMAREC, M., (1964). Le genre *Abra* sur les côtes atlantiques de Bretagne, systématique et écologie, *J. Conchyl.*, **104**, 15-28.
- GLEMAREC, M., (1973). The benthic communities of the European North Atlantic continental shelf, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **11**, 263-289.
- GOLIKOV, A.N. en SCARLATO, O.A., (1970). Abundance, dynamics and production properties of populations of edible bivalves *Misuhopecten yessoensis* and *Spisula sachalinensis* related to the problem of

- organization of controllable submarine farms at the Western shores of the Sea of Japan, *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 20, 498-513.
- HAGMEIER, A., (1923). Vorläufige Berichte über die vorbereitenden Untersuchungen der Bodenfauna der Deutschen Bucht mit dem Petersen-Bodengreifer, *Ber. deutsch. wiss. Komm. Meeresforsch.*, N.F. 1, 247-272.
- HAMOND, R., (1966). The Polychaeta of the coast of Norfolk, *Cah. Biol. mar.*, 7, 383-436.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., (1971). Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta, *Tierwelt Deutschlands*, 58, 1-594.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. en STRIPP, K., (1968). Beiträge zur Polychaeten fauna der Deutschen Bucht, *Veröffentl. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 11, 1-24.
- HENRIKSSON, R., (1969). Influence of pollution on the bottom fauna of the Sound (Öresund), *Oikos*, 20, 507-523.
- JONES, D.J., (1973). Variation in the trophic structure and species composition of some invertebrate communities in polluted kelp forests in the North Sea, *Mar. Biol.*, 20, 351-365.
- JONES, M.L., (1968). On the morphology, feeding and behaviour of *Mage-lone* sp., *Biol. Bull.*, Woods Hole, 134, 272-297.
- JONES, N.S., (1950). Marine bottom communities, *Biol. Rev.*, 25, 283-313.
- KHLEBOVICH, V.V., (1959). A new occurrence of predation in a polychaete worm, *Priroda*, 9, 118 (in Russian).
- KIRKEGAARD, J.B., (1969). A quantitative investigation of the central North Sea Polychaeta, *Spolia zool. Mus. haun.*, 29, 1-285.
- LIE, U., (1968). A quantitative study of benthic infauna in Puget Sound, Washington, U.S.A., in 1963-1964, *Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders*, 14, 229-556.
- LIE, U. en KELLEY, J.C., (1970). Benthic infauna communities off the coast of Washington and in Puget Sound : identification and distribution of the communities, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27, 621-651.
- MACFADYEN, A., (1963). *Animal ecology, aims and methods*, 2nd ed., Sir Isaac Pitman & Sons Ltd., London.
- MICHAELIS, H., (1971). Beobachtungen über die Mäander von *Scolecopsis squamata*, *Natur Museum*, 101, 501-506.

- NEWELL, R., (1965). The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*, *Proc. zool. Soc. London*, **144**, 25-46.
- OCKELMANN, K.W. en VAHL, O., (1970). On the biology of the polychaete *Glycera alba*, especially its burrowing and feeding, *Ophelia*, **8**, 275-294.
- PEER, D.L., (1970). Relation between biomass, productivity and loss to predators in a population of a marine benthic polychaete, *Pectinaria hyperborea*, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **27**, 2143-2153.
- PETERSEN, C.G.J., (1913). Valuation of the sea; II. The animal communities of the seabottom and their importance for marine zoogeography, *Rep. Danish Biol. Stat.*, **21**.
- PETERSEN, C.G.J., (1915). On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak, the Christiana Fjord and the Danish Waters, *Rep. Danish Biol. Stat.*, **23**, 3-28.
- POHLO, R., (1969). Confusion concerning deposit-feeding in the Tellinacea, *Proc. malacol. Soc. London*, **38**, 361-364.
- RACHOR, E. en GERLACH, S.A., (1975). Variations in macrobenthos in the German Bight, I.C.E.S. Symposium on the changes in the North Sea Fish Stocks and their causes, n° 11.
- REISH, D.J., (1960). The use of marine invertebrates as indicators of water quality, in *Waste disposal in the marine environment*, E.A. Pearson (ed), *Proc. 1st int. conf. New York*, 92-103.
- SANDERS, H.L., (1956). Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954, X. Biology of marine bottom communities, *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, **15**, 345-414.
- SANDERS, H.L., GOUDSMIT, E.M., MILLS, E.L. en HAMPSON, G.E., (1962). A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor Mass, *Limnol. Oceanogr.*, **7**, 63-79.
- SMIDT, E.L.B., (1951). Animal production in the Danish Waddensea, *Meddelel. Komm. Danmarks Fisk.*, Havundersøg, **11**, 1-151.
- STRIPP, K., (1969). Die Assoziationen des Benthos in der Helgoländer Bucht, *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, **12**, 95-141.
- THORSON, G., (1957). Bottom communities (Sublittoral and Shallow Shelf), *Mem. geol. Soc. Amer.*, **67**, 461-534.
- WARWICK, R.M. en PRICE, R., (1975). Macrofauna production in an estuarine mud-flat, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **55**, 1-18.

- WIESER, W., (1960). Benthic studies in Buzzards Bay, II. The meiofauna, *Limnol. Oceanogr.*, 5, 121-137.
- WOLFF, W.J., (1973). The estuary as a habitat, *Zool. Verhand. Leiden*, 126, 1-242.
- WOLFF, W.J. en STEGENGA, H., (1975). *Hesionuri augeneri*, *Goniadella bobretzkii* and *Parapodrilus psammophilus* (Annelida, Polychaeta) new to the Netherlands, *Zool. Bijdr.*, 17, 82-87.

Hoofdstuk VIII

Het epibenthos en de door haar veroorzaakte fluxen

1.- Inleiding

Het epibenthos in de Belgische kustwateren wordt volledig door *Macropipus holsatus*, *Crangon crangon*, *Asterias rubens* en *Ophiura species* gedomineerd. Quantitatieve analyses toonden aan dat deze species gemiddeld minstens 90 % van de totale biomassa van het epibenthos vertegenwoordigen (cf. volume 7, *partim* Epibenthos).

In deze bijdrage gaat de aandacht naar de trofische relaties van de dominante epibenthische species en wordt een schatting gemaakt van de grootte van de fluxen die het kompartiment epibenthos met de overige kompartimenten van het ecosysteem verbinden. De kennis van het eco-metabolisme van de meeste epibenthische species is zeer beperkt zodat de schattingen van de trofische fluxen in de meeste gevallen op hypothesen gebaseerd zijn. Verder fundamenteel onderzoek naar de metabolische eigenschappen van de epibenthische organismen is noodzakelijk om deze schattingen van hun spekulatief karakter te ontdoen.

2.- Inventaris van de trofische relaties van het epibenthos

2.1.- De voeding van de dominante epibenthische species

2.1.1.- *Macropipus holsatus* (Fabricius)

Over de voeding van *Macropipus holsatus* is slechts weinig bekend. De voeding van de verwante soorten *Carcinus maenas* en *Macropipus depurator* wordt echter wel door verschillende auteurs beschreven [Blegvad (1915); Yonge (1949); Newell (1970) en Jones (1973)]. *Carcinus maenas*

voedt zich met *Gastropoda*, *Lamellibranchia*, *Mysidacea*, *Amphipoda* (*Gammaridae*), kleine *Decapoda* (o.a. *Crangon*), kleine *Pisces* (o.a. *Pomatoschistus*, *Gasterosteus* en *Syngnathus*) en in mindere mate met *Polychaeta* [Blegvad (1915)]. In sommige publikaties wordt *Carcinus maenas* kortweg als scavenger aangeduid [Yonge (1949) en Newell (1970)].

Macropipus depurator voedt zich met *Lamellibranchia*, *Amphipoda* (*Gammaridae*) en *Ophiuroidea* [Blegvad (1915)].

Zowel *Carcinus* als *Macropipus* worden als voedsel-competitoren voor *Crangon crangon* vermeld [Tiews (1967)] wat erop wijst dat de voeding van deze species, alleszins gedeeltelijk, analoog is.

Okkasionele waarnemingen in aquaria toonden aan dat *Macropipus holsatus*, *Macropipus puber* en *Carcinus maenas* zowel dood als levend dierlijk voedsel gebruiken.

Uit dit overzicht volgt dat *Macropipus holsatus* zowel carnivoor als detritofaag is.

2.1.2.- *Crangon crangon* (L.)

Crangon crangon voedt zich met *Polychaeta* (o.a. *Pectinaria* en *Nereis*), *Gastropoda*, *Lamellibranchia* (o.a. *Mytilus*, *Scrobicularia*, *Cardium* en *Angulus*), *Cirripedia* (cypris-larven van *Balanus*), *Mysidacea* (o.a. *Neomysis* en *Praunus*), *Amphipoda* (o.a. *Corophium* en *Gammarus*) en detritus [Blegvad (1915); Havinga (1930); Plagmann (1939) en Tiews (1967)]. *Foraminifera*, *Cumacea* en algen komen eveneens soms in de maaginhouden voor [Plagmann (1939)]. De zopas geciteerde onderzoeken werden verricht op *Crangon crangon* uit waddengebieden of ondiepe binnenzeeën (namelijk Duitse Bocht en vroegere Zuiderzee).

De voedingssamenstelling van *Crangon allmanni*, die normaliter in dieper water voorkomt [Holthuis (1950)], verschaft bijkomende informatie over de voeding van *Crangon crangon* uit de diepere kustwateren. *Crangon allmanni* voedt zich met *Polychaeta* (o.a. *Nephtys*), *Copepoda*, *Mysidacea*, *Amphipoda*, *Cumacea* en in mindere mate ook met *Lamellibranchia* [Blegvad (1915) en Allen (1960)].

Beide *Crangon*-species zijn kannibalistisch [Allen (1960) en Tiews (1967)]. *Crangon crangon* is dus zowel carnivoor als detritofaag en in sommige zeldzame gevallen zelfs herbivoor.

2.1.3.- Asterias rubens (L.)

Asterias rubens is de enige typische carnivoor die in grote aantallen in het epibenthos wordt aangetroffen. Deze species voedt zich met *Polychaeta* (o.a. *Pectinaria* en *Nereis*), kleine *Gastropoda*, *Lamelli-branchia* (o.a. *Abra*, *Cardium*, *Mytilus*, *Pecten*, *Cyprina*, *Venus* en *Macra*), *Amphipoda* (*Gammaridae*), *Cumacea*, *Ophiuroidea* (o.a. *Ophiura*) en *Echinoidea* (o.a. *Echinocardium*). De *Lamellibranchia* vormen veruit het hoofdvoedsel [Blegvad (1915); Yonge (1949); Allen (1899); Wolff (1965); Barnes (1968) en Jones (1973)].

Behalve voor kleinere prooien, die in hun geheel worden verzwolgen, is de vertering uitwendig [Barnes (1968) en Pandian (1975)].

2.1.4.- Ophiura species

Over de voeding van *Ophiura species* is weinig informatie beschikbaar. De *Ophiuroidea* worden in het algemeen als omnivoren, carnivoren of detritofagen aangeduid [Blegvad (1915), Wolff (1965), Barnes (1968) en Jones (1973)]. Ze voeden zich ondermeer met *Polychaeta*, kleine *Lamellibranchia*, kleine *Crustacea* en dood dierlijk materiaal [Wolff (1965) en Jones (1973)].

Sommige species zijn kannibalistisch [Blegvad (1915)].

2.1.5.- Besluit

Uit dit overzicht blijkt zeer duidelijk dat de meerderheid van de epibenthische fauna uit omnivoren bestaat. De geciteerde onderzoeken zijn allen kwalitatief of semi-quantitatief (frequentie van maaginhoudkombinaties). Quantitatieve analyses op basis van gewichtsbepalingen van de totale maaginhouden en van de verschillende voedsel-frakties of componenten zijn aan de rapporteur niet bekend.

De belangrijkste trofische relaties die in dit overzicht werden vermeld zijn in figuur 1 samengevat.

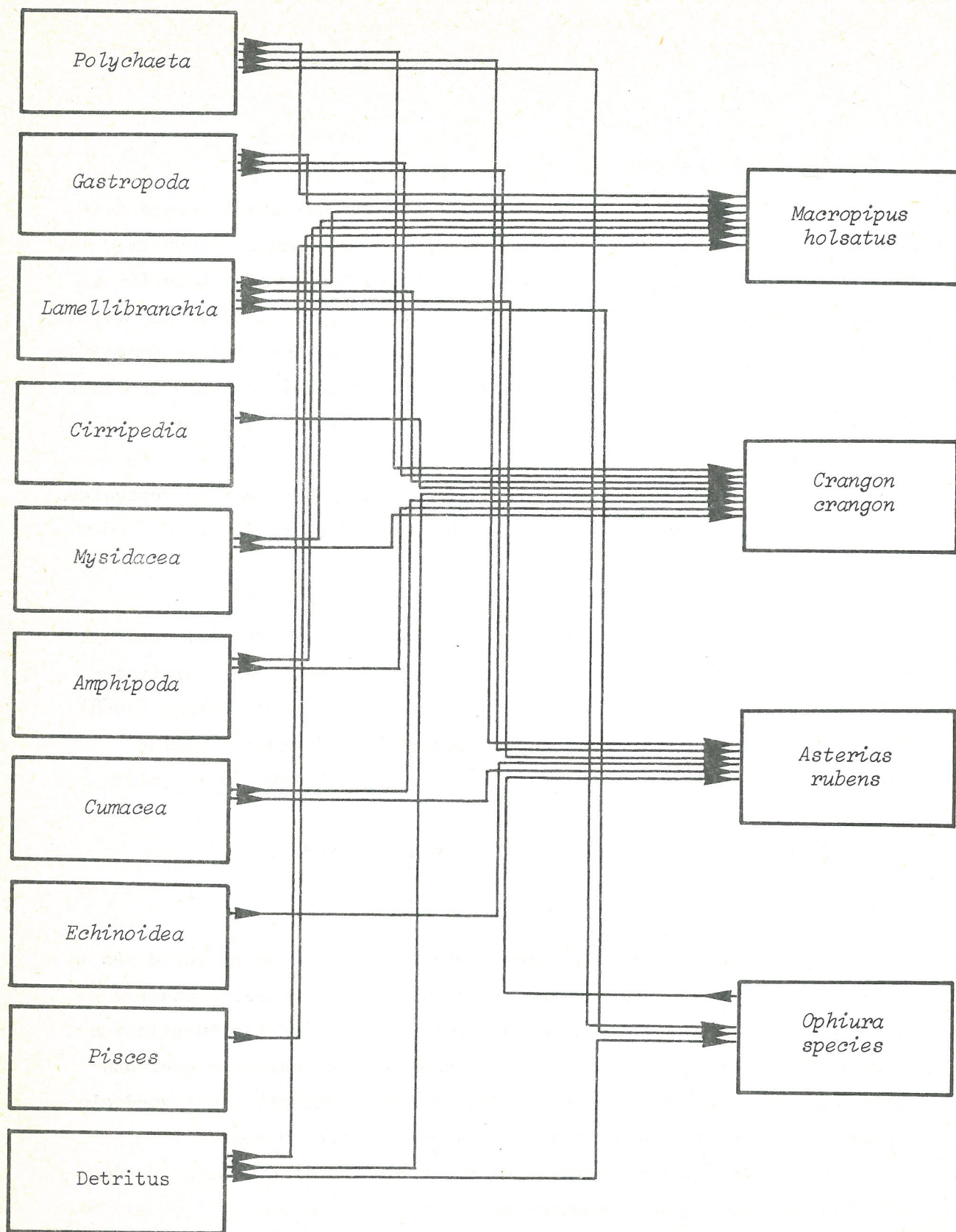


fig. 1.

Voeding van de dominante epibenthische species.
Origineel schema, gecompileerd aan de hand van
bibliografische gegevens.

2.2.- Belang van de dominante epibenthische species voor de hogere trofische niveau's

2.2.1.- Demersale predatoren

2.2.1.1.- Macropipus holsatus (Fabricius)

Macropipus holsatus speelt een vrij belangrijke rol in de voeding van *Gadus morhua* en *Gadus merlangus* [Gilis (1952); Jones (1954); Tiews (1961); Rae (1967); Hovart en De Clerck (1967); Boddeke en Daan (1971); Daan (1973) en Kuhl (1973)]. *Macropipus holsatus* werd eveneens, zij het dan in aanzienlijk mindere mate, aangetroffen in de voeding van *Trisopterus luscus*, *Trigla corax*, *Limanda limanda* en *Pleuronectes platessa* [Gilis (1952); Kuhl (1973) en Redant (1975a)].

Volwassen *Sepia officinalis* voedt zich eveneens, in hoofdzaak, met *Macropipus holsatus* (Decleir, persoonlijke mededeling). Deze species komt echter alleen gedurende het voorjaar en de zomer in de kustwateren voor [Richard (1971) en Redant (1974)].

2.2.1.2.- Crangon crangon (L.)

De populatie van *Crangon crangon* is een van de belangrijkste voedselbronnen voor een hele gamma demersale vissoorten. *Crangon crangon* wordt zeer vaak aangetroffen in de maaginhouden van (in systematische volgorde) *Raja clavata*, *Osmerus eperlanus*, *Gadus morhua*, *Gadus merlangus*,

Trisopterus luscus, *Ciliata mustela*, *Pholis gunellus*, *Zoarces viviparus*, *Callionymus lyra* (het belang van deze species als *Crangon*-predator is nog omstreden), *Pomatoschistus minutus*, *Trigla species*, *Cottus scorpius*, *Agonus cataphractus*, *Liparis liparis* en *Limanda limanda* [Redeke (1906); Todd (1907); Blegvad (1917); Larsen (1936); Hertling (1938); Gilis (1952); Tiews (1961), (1965a,b); Kuhl (1961), (1963), (1964), (1973); Hovart en De Clerck (1967); Boddeke en Daan (1971) en Redant (1975a,b)].

Daarnaast zijn er nog enkele visspecies die zich minder frequent met *Crangon crangon* voeden, namelijk (in systematische volgorde) *Anguilla anguilla*, *Conger conger*, *Rhombus maximus*, *Rhombus laevis*, *Pleuronectes platessa*, *Pleuronectes flesus* en *Drepanopsetta platessoides*

[Redeke (1906); Todd (1907); Blegvad (1917); Gilis (1952) en Braber en De Groot (1973)].

Slechts enkele van de visspecies, die als belangrijke predatoren van *Macropipus holsatus* en *Crangon crangon* worden vermeld, komen niet of slechts zeer zelden langs de Belgische kust voor, namelijk *Osmerus eperlanus*, *Pholis gunellus* en *Zoarces viviparus* [Leloup en Gilis (1965) en Redant (1975c)].

2.2.1.3.- Asterias rubens (L.)

Asterias rubens heeft zeer weinig natuurlijke vijanden [Blegvad (1915)]. Deze species komt slechts uiterst zelden in de maaginhouden van demersale predatorische vissen voor.

2.2.1.4.- Ophiura species

Ook *Ophiura species* speelt slechts een geringe rol in de voeding van andere organismen. Slechts enkele species worden als okkasionele predatoren van *Ophiura species* vermeld, namelijk *Gadus callarias*, *Gadus merlangus*, *Limanda limanda*, *Pleuronectes platessa* alsmede de invertebraten *Actinia species*, *Lepidonotus squamatus*, *Pagurus bernhardus*, *Hyas araneus* en *Asterias rubens* [Blegvad (1915); Gilis (1952); Hertling (1938); Hovart en De Clerck (1967) en Redant (1975b)].

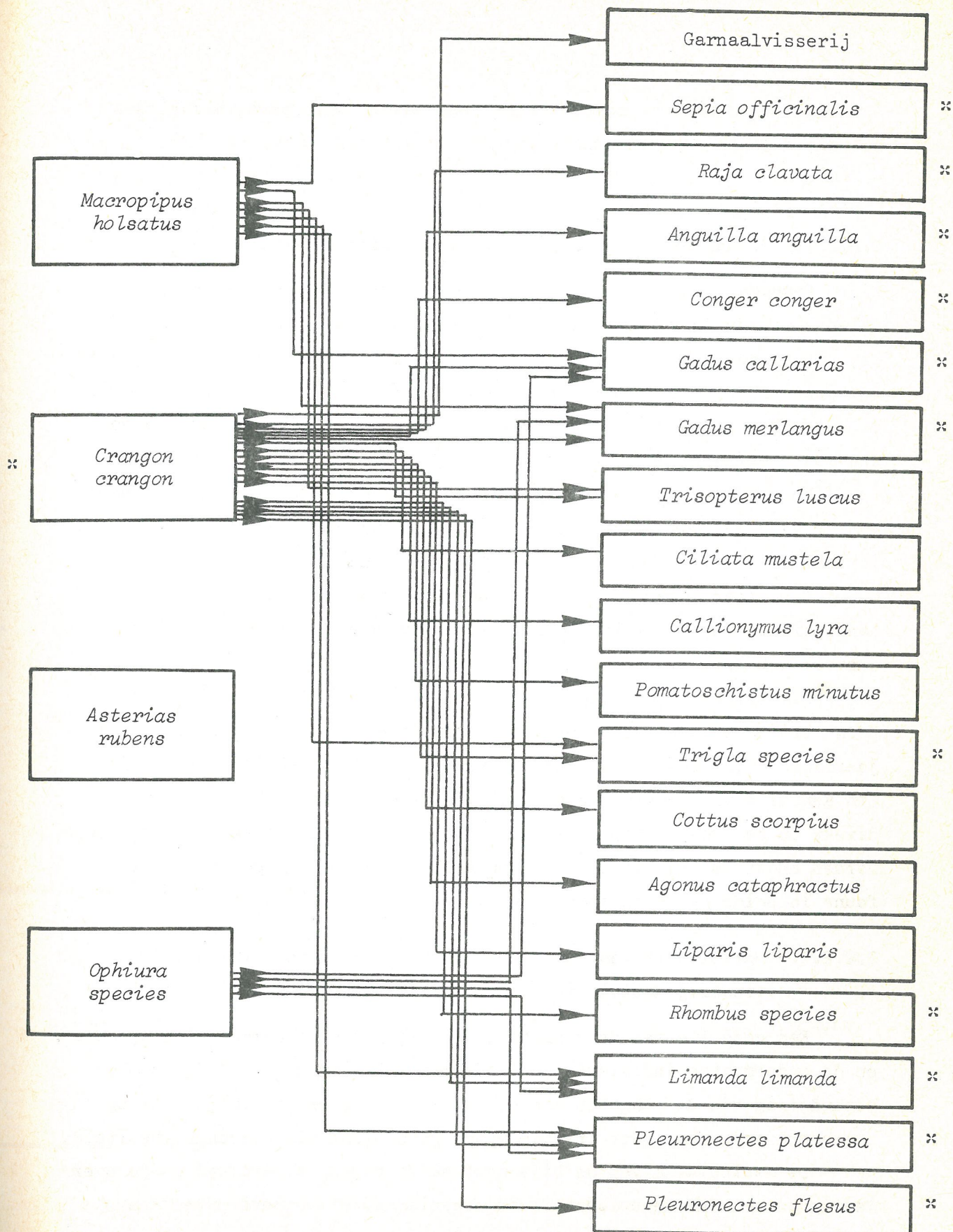
2.2.1.5.- Besluit

Uit deze bespreking volgt dat *Crangon crangon* en *Macropipus holsatus* een aanzienlijke rol spelen in de samenstelling van de voeding van vele demersale predatoren. *Ophiura species* wordt okkasideel gepredeerd terwijl *Asterias rubens* haast geen natuurlijke vijanden heeft. Deze laatste species staat dus blijkbaar aan de top van een voedselpyramide.

fig. 2.

Rol van de dominante epibenthische species in de voeding van demersale predatoren. Origineel schema, gecompileerd aan de hand van bibliografische gegevens.

*: commercieel geëxploiteerde species.



De voornaamste trofische relaties, die in deze paragraaf werden behandeld, zijn schematisch in figuur 2 weergegeven.

2.2.2.- Visserij

2.2.2.1.- De aanvoer van commerciële epibenthische species

Crangon crangon is de enige epibenthische species die van groot belang is voor de visserij in de Belgische kustwateren. Daarnaast is er, vooral gedurende de lente en de zomer, een kleine aanvoer (gemiddeld ongeveer 45 ton per jaar) van *Sepia officinalis* en *Loligo species* uit de kustwateren, maar deze is, in verhouding tot de aanvoer van *Crangon crangon*, verwaarloosbaar klein.

Voor de periode 1964-1973 bedroeg de gemiddelde jaarlijkse aanvoer van *Crangon crangon* in de Belgische havens ongeveer 1270 ton vers gewicht. Dit cijfer komt met 300 mg drooggewicht/m².jaar of 60 mg C/m².jaar overeen. In deze waarde is een correctie (+ 15 % ten opzichte van de officiële statistieken) voor de niet-geregistreerde aanvoer inbegrepen.

Uit berekeningen gemaakt voor de *Crangon*-populatie in de Duitse Bocht blijkt echter dat de predatie-mortaliteit (in aantal individuen) jaarlijks 2,5 tot 12,9 maal groter is dan de visserij-mortaliteit (in aantal individuen) [Tiews (1965a,b)]. Deze waarden kunnen niet direct op de *Crangon*-populatie in de Belgische kustwateren getransponeerd worden omdat de quantitatieve samenstelling van de *Crangon*-predator-fauna in beide gebieden sterk van elkaar verschilt [Redant (1975c)].

2.2.2.2.- Mortaliteit van de epibenthische species tengevolge van de visserij-activiteit

Een gedeelte van de vangsten, namelijk de niet-commerciële species en de ondermaatse individuen van de commerciële species, wordt, na de behandeling van de vangsten aan boord van de vissersvaartuigen, terug overboord geworpen. Deze fraktie wordt gewoonlijk als bijvangst betiteld.

De manipulatie van de bijvangst heeft bepaalde gevolgen op de overlevingskansen van de epibenthische organismen. Uit experimenten aan boord van vissersvaartuigen is namelijk gebleken dat 15 tot 25 % van

de ondermaatse *Crangon crangon* een verblijf van 30 minuten buiten zee-water niet overleven [Mistakidis (1958)]. Voor de andere epibenthische species zijn dergelijke cijfers niet bekend. Het staat alleszins vast dat een gedeelte van de bijvangst onder de vorm van dood dierlijk materiaal in het ecosysteem gerecycleerd wordt, ofwel door de nekrofagen, ofwel door de bacteria.

Een deel van de bijvangst zal, zodra deze overboord is geworpen, door de *Laridae* worden opgevreten. De talrijkst voorkomende vertegenwoordigers van deze groep zijn *Larus argentatus* en *Larus ridibundus*. Deze species komen het ganse jaar door in grote aantallen langs de kust voor. Vooral gedurende de trekperiode (maart-mei en juli-november) worden daarenboven nog vrij grote aantallen *Larus fuscus*, *Larus canus* en *Sterna hirundo* waargenomen. Waarschijnlijk is de invloed van deze vorm van predatie, in vergelijking met de overige fluxen van het epibenthos, zeer klein of zelfs te verwaarlozen.

Het resterende deel van de bijvangst, bestaande uit de organismen die de behandeling aan boord van de vissersvaartuigen overleven en die aan de predatie door de *Laridae* ontsnappen, keert in ongewijzigde vorm in het ecosysteem terug.

2.2.2.3.- Besluit

Crangon crangon is de enige epibenthische species die intensief door de commerciële kustvisserij geëxploiteerd wordt. De visserij-mortaliteit van deze species werd op $300 \text{ mg drooggewicht/m}^2 \cdot \text{jaar}$ of $60 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{jaar}$ geschat.

Als gevolg van de visserij-activiteiten valt een gedeelte van het epibenthos ten prooi aan de predatie door *Laridae* en wordt een gedeelte als dood dierlijk materiaal in het ecosysteem gerecycleerd. De grootte-orde van deze fluxen zijn echter onbekend.

2.3.- Synthese

In fig. 3 wordt een kwalitatieve synthese van alle fluxen, die het kompartiment epibenthos met de overige kompartimenten uit het ecosysteem verbinden, gegeven. Hierin zijn zowel de trofische fluxen (consumptie en

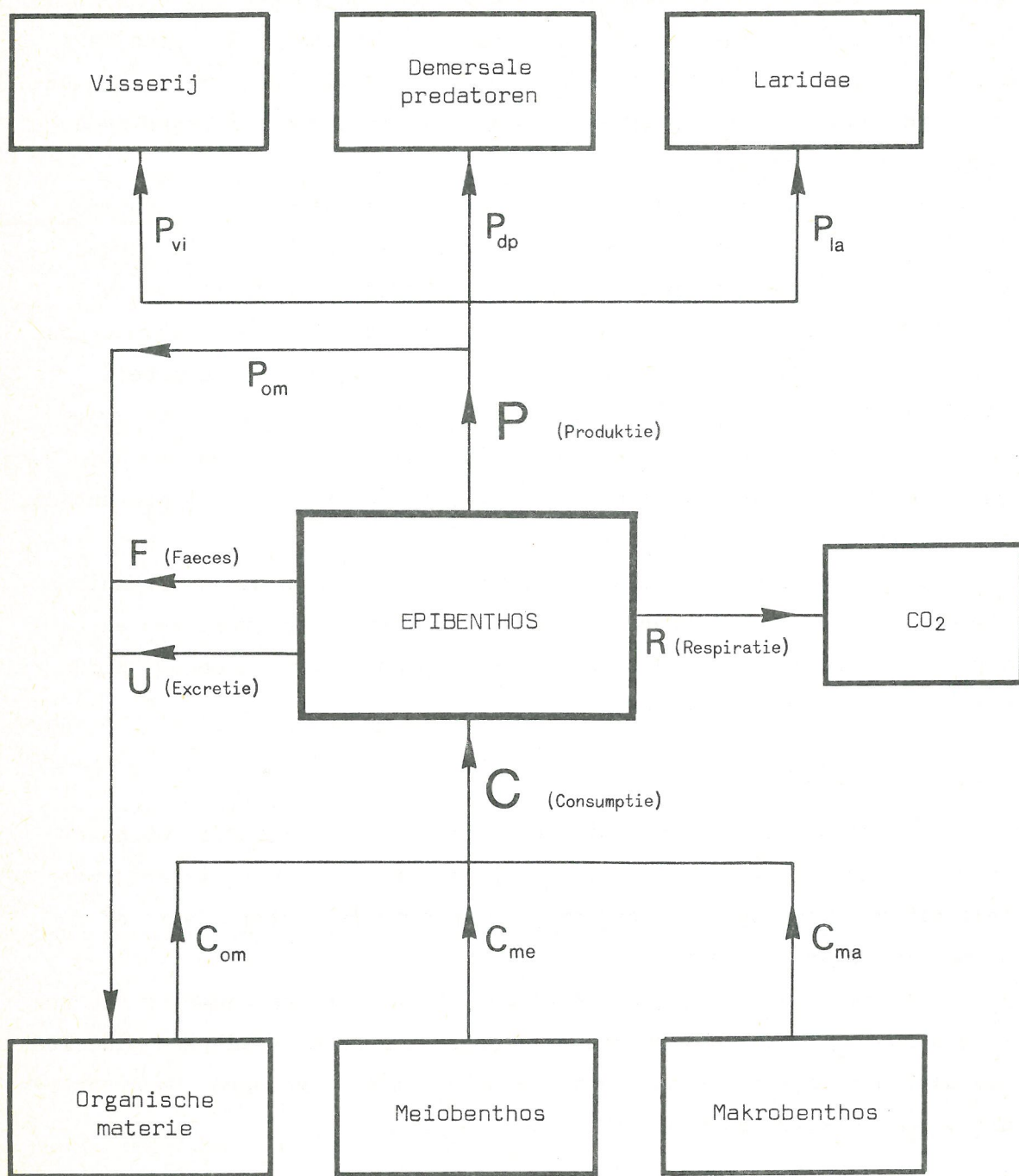


fig. 3.

Inventaris van de fluxen die het kompartiment epibenthos met de overige kompartimenten van het mariene ecosysteem verbinden

produktie) als de metabolische fluxen (faeces, excretie en respiratie) vervat. De quantitative interpretatie van deze fluxen wordt in het vervolg van deze bijdrage behandeld.

3.- Biomassa en fluxen van het epibenthos

3.1.- Biomassa van het epibenthos

In volume 7 (Faunistiek) wordt zeer ruime aandacht besteed aan de biomassa's van de verschillende epibenthische species en aan de wijze waarop deze biomassa's werden geëvalueerd. Volledigheidshalve werd de tabel met de schattingen van de epibenthische biomassa in deze bijdrage overgenomen (tabel 1).

Tabel 1

(overgenomen uit volume 7, partim Epibenthos)

Schattingen van de gemiddelde jaarlijkse densiteit en de totale biomassa van het epibenthos in de Belgische kustwateren (= zone 1250 km²)

Species	Gem. densiteit			Totale biomassa		
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
<u>Macropipus holsatus</u> (Fabr.)	3,10	1,12	0,22	3879,0	1396,5	279,5
<u>Crangon crangon</u> (L.)	1,23	0,36	0,07	1531,5	444,0	89,0
<u>Asterias rubens</u> (L.)	0,54	0,19	0,04	673,0	235,5	47,0
<u>Ophiura species</u>	0,81	0,45	0,09	1012,0	556,5	111,5
Dominante species (totaal)	5,68	2,12	0,42	7095,5	2632,5	527,0
Epibenthos (totaal)	6,31	2,36	0,47	7884,0	2925,0	585,5

(1) gram vers gewicht/m²
 (2) gram droog gewicht/m²
 (3) gram C/m²

(4) 10⁶ gram vers gewicht
 (5) 10⁶ gram droog gewicht
 (6) 10⁶ gram C

Hierbij dient opgemerkt dat de vermelde waarden enkel betrekking hebben op het epibenthos in de Belgische kustwateren, met name in een zone met een totale oppervlakte van 1250 km² (cf. volume 7, partim epibenthos).

3.2.- Fluxen van het epibenthos

3.2.1.- Begrippen en symbolen

Voor de aanduiding van de verschillende fluxen werd gebruik gemaakt van de nomenclatuur die door IBP werd aanvaard : C is de consumptie (de ingestie), R de respiratie, F de *faeces*, U de excretie en P de produktie.

Vermits de som van de *inputs* gelijk is aan de som van de *outputs* is

$$C = R + F + U + P .$$

De symbolen C en P werden van indices voorzien, met volgende betekenis : C_{om} de consumptie van organische materie, C_{me} de consumptie van meiobenthos, C_{ma} de consumptie van makrobenthos; P_{om} het gedeelte van de produktie dat door natuurlijke mortaliteit of door visserij-mortaliteit in organische materie gerecycleerd wordt, P_{vi} het gedeelte van de produktie verbruikt door de visserij, P_{la} het gedeelte van de produktie verbruikt door de *Laridae*, P_{dp} het gedeelte van de produktie verbruikt door de demersale predatoren.

Uit figuur 3 volgt dat $C = C_{om} + C_{me} + C_{ma}$ en dat $P = P_{om} + P_{vi} + P_{la} + P_{dp}$. De introductie van deze onderverdelingen betekent niet dat het momenteel reeds mogelijk is een schatting te geven van al deze fluxen.

3.2.2.- *Crangon crangon* (L.) als type-organisme

Crangon crangon is de enige epibenthische species waarvoor in de litteratuur voldoende gegevens werden gevonden die verantwoorde schattingen van de trofische en metabolische fluxen mogelijk maken.

3.2.2.1.- Consumptie

Aan de hand van (1) de resultaten van aquariumproeven over de cumulatieve voedselopname en de groei van *Crangon crangon* [Meixner (1966, 1967 en 1969)], (2) de groeikurven van mannelijke en vrouwelijke exemplaren in functie van de tijd [Tiews (1954); Redant (1972)], (3) de relatie tussen de totale lengte en het gewicht van *Crangon crangon*

(Redant, nietgepubliceerde gegevens) en (4) de geschatte reële samenstelling van de *Crangon*-populatie, was het mogelijk de gemiddelde dagelijkse consumptie (zgn. *daily food rate*) van *Crangon crangon* te bepalen. Uit deze berekeningen (tabel 2) volgt dat de consumptie van *Crangon crangon* 20 mg drooggewicht/dag.gram drooggewicht bedraagt.

Tabel 2

Berekening van de "daily food uptake" van *Crangon crangon* (L.)

Lengte- categorie mm	Opgenomen voedsel		Ouderdom			G	Consumptie		Gemiddelde consumptie		
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	
Wijfjes											
10,5 - 20,0	19,4	19,4	60	105	45	0,02	0,43	74,1	25	20	
20,5 - 30,0	106,9	87,5	105	180	75	0,10	1,17	40,3			
30,5 - 40,0	223,8	116,9	180	230	50	0,28	2,34	29,0			
40,5 - 50,0	378,4	154,6	230	285	55	0,59	2,81	16,6			
50,5 - 55,0	600,7	222,3	285	375	90	0,94	2,47	9,0			
Mannetjes											
10,5 - 20,0	21,2	21,2	60	105	45	0,02	0,47	81,0	15		
20,5 - 30,0	130,9	109,7	105	195	90	0,10	1,22	42,1			
30,5 - 40,0	252,4	121,5	195	345	150	0,28	0,81	10,0			
40,5 - 50,0	447,1	194,7	345	615	270	0,59	0,72	4,1			
50,5 - 55,5	770,5	323,4	615	705	90	0,94	3,59	13,1			

- (1) : totale hoeveelheid opgenomen voedsel om, vertrekkende van een lengte van 10,5 mm, de eind-lengte van de overeenkomstige lengte-categorie te bereiken (in mg droog gewicht).
- (2) : totale hoeveelheid opgenomen voedsel om, vertrekkende van de begin-lengte van de lengte-categorie, de eind-lengte van de overeenkomstige lengte-categorie te bereiken (in mg droog gewicht).
- (3) : ouderdom bij de begin-lengte van de lengte-categorie (in dagen).
- (4) : ouderdom bij de eind-lengte van de lengte-categorie (in dagen).
- (5) : verschil in ouderdom tussen begin- en eind-lengte van de lengte-categorie (in dagen).
- (6) : gemiddeld gewicht van de individuen van de overeenkomstige lengte-categorie (in gram vers gewicht).
- (7) : "food uptake" per dag en per individu.
- (8) : "food uptake" per dag en per mg droog gewicht.
- (9) : gemiddelde consumptie, rekening houdend met de samenstelling van de populatie (mg droog gewicht/dag/gram droog gewicht).
- (10) : idem als (9) maar voor alle *Crangon crangon*.
- (1) : naar originele gegevens van Meixner (1966 en 1969).
- (3), (4) : op basis van de groeikurven opgesteld door Tiens (1954) en Redant (1972).
- (6) : naar originele gegevens van Redant (niet-gepubliceerde gegevens).

De totale consumptie C van de *Crangon*-populatie wordt dan bekomen als

$$C = C_{\text{dag}} \cdot \bar{B} \cdot 365 .$$

Hierin is C_{dag} de gemiddelde dagelijkse consumptie en \bar{B} de gemiddelde biomassa, berekend op jaarbasis (tabel 1). De waarde van C bedraagt 2630 mg drooggewicht/m².jaar of 525 mg C/m².jaar (figuur 4).

Uit de kwalitatieve voedselanalyses van *Crangon crangon* blijkt dat deze species zich met organische materie (onder de vorm van detritus), meio- en makrofauna voedt (cf. hoofdstuk I, § 2). Daar quantitative gegevens over de voedselsamenstelling van *Crangon crangon* ontbreken is het vooralsnog niet mogelijk een schatting van de fluxen C_{om} , C_{me} en C_{ma} te maken. De rol van de meiofauna in de voeding van *Crangon crangon* is echter zeer beperkt [Gerlach (1969)]. Deze auteur besluit trouwens dat de meiofauna enkel een aanvullende voedselbron voor *Crangon crangon* vormt, net voldoende om de populatie voor verhongering te behoeden maar onvoldoende om de groei van de organismen te bestendigen [Gerlach (1969)].

3.2.2.2.- Produktie

De *gross growth efficiency* (K_1 of $\frac{P}{C}$) [Ivlev (1938) in Daro (1975)] van *Crangon crangon* verschilt naargelang het geslacht. Voor de mannetjes is $K_1 = 0,32$ en voor de wijfjes is $K_1 = 0,46$ [Meixner (1966), (1969)]. Voor de berekening van de totale produktie van de *Crangon*-populatie werd voor K_1 een gemiddelde waarde van 0,40 gebruikt.

De totale produktie P van de populatie volgt uit

$$P = \bar{K}_1 \cdot C .$$

Hierin is \bar{K}_1 de gemiddelde *gross growth efficiency* (0,40) en C de totale consumptie van de populatie. De waarde van P bedraagt 1050 mg drooggewicht/m².jaar of 210 mg C/m².jaar (fig. 4).

De waarde van P_{vi} is 300 mg drooggewicht/m².jaar of 60 mg C/m².jaar (cf. § 2.2.2.1, blad. 206). De som van de overige P_i (namelijk P_{om} , P_{dp} en P_{la}) bedraagt dan 750 mg drooggewicht/m².

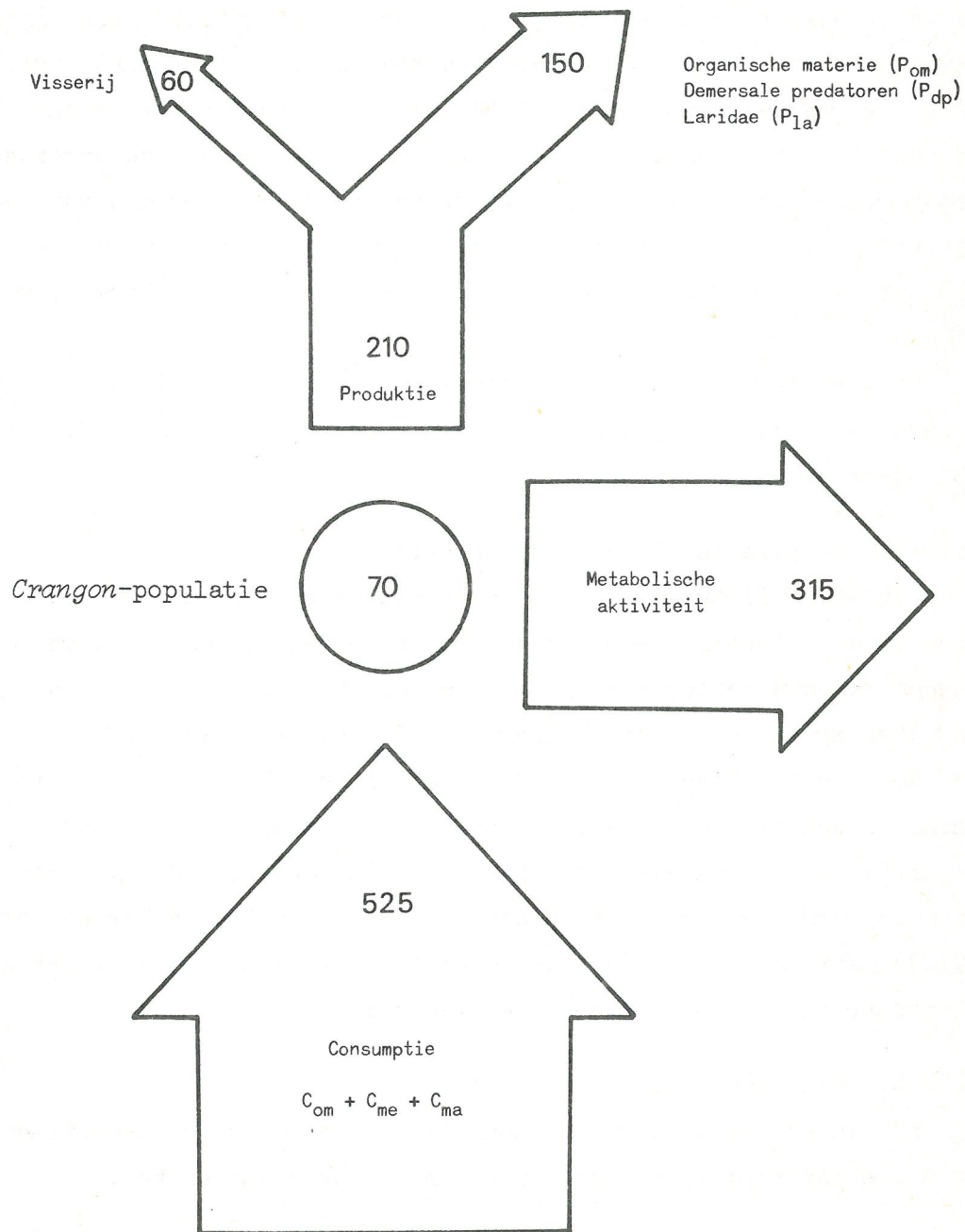


fig. 4.

Overzicht van de biomassa en de fluxen van de *Crangon*-populatie

Biomassa in mg C/m^2 , fluxen in $\text{mg C/m}^2\cdot\text{jaar}$

per jaar of $150 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{jaar}$ (fig. 4). De waarde van P_{1a} is waarschijnlijk verwaarloosbaar (cf. § 2.2.2.2). Vermits *Crangon crangon* een intermediaire plaats inneemt in de trofische keten en zeer intensief door verschillende demersale visspecies gepredeerd wordt (cf. § 2.2.1.2) mag worden verondersteld dat P_{dp} veel groter is dan P_{om} . Uit deze laatste hypothese volgt dan dat de invloed van de demersale predatoren op de *Crangon*-populatie groter is dan de invloed van de visserij. Deze vaststelling is volledig in overeenstemming met de bevindingen voor de *Crangon*-populatie in de Duitse Bocht [Tiews (1965a, 1965b)].

De *turnover* van de *Crangon*-populatie $\frac{P}{B}$ [Odum (1971)] is 3,00. De *turnover*-tijd (reciproke waarde van de *turnover* of $\frac{B}{P}$) bedraagt 0,33 jaar.

3.2.2.3.- Respiratie, faeces en excretie

Het verschil tussen C en P geeft de totale hoeveelheid materie die door de metabolische processen (respiratie, *faeces* en excretie) van *Crangon crangon* verloren gaat. De som van R , F en U is dus gelijk aan $1580 \text{ mg drooggewicht/m}^2 \cdot \text{jaar}$ of $315 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{jaar}$ (fig. 4).

Een schatting van de afzonderlijke fluxen R , F en U is momenteel nog niet mogelijk. Er bestaan weliswaar gegevens over de respiratie van juveniele *Crangon crangon* (lengte tot 20 mm, gewicht tot 0,5 gram vers gewicht) afkomstig uit de Baltische Zee [Hagerman (1970)] maar deze zijn niet naar *Crangon crangon* uit de Noordzee extrapol eerbaar (Hagerman, persoonlijke mededeling).

3.2.2.4.- Synthese

De fluxen die de *Crangon*-populatie met de overige kompartimenten uit het ecosysteem verbinden werden in figuur 4 samengevat.

3.2.3.- Schattingen van de fluxen van het epibenthos

In tegenstelling tot *Crangon crangon* zijn voor de overige dominante epibenthische species slechts zeer weinig of zelfs helemaal geen bibliografische gegevens beschikbaar die directe schattingen van de fluxen mogelijk maken. Het enige supplementaire gegeven dat als basis voor de

verdere berekeningen kan dienen is de waarde van de *turnover* $\frac{P}{B}$ voor *Ophiura species*. Deze bedraagt namelijk 0,80 [Arntz (1971)].

3.2.3.1.- Schattingen van de produktie van het epibenthos

Bij de schattingen van de produktie van het epibenthos werd van de veronderstelling uitgegaan dat de *turnover* $\frac{P}{B}$ van *Macropipus holsatus* gelijk is aan deze van *Crangon crangon* (namelijk 3,00) en dat de *turnover* van *Asterias rubens* gelijk is aan deze van *Ophiura species* (namelijk 0,80). Op basis van deze hypothesen is het mogelijk de produktie P van de verschillende dominante epibenthische species te berekenen en tenslotte, door extrapolatie, een schatting van de totale produktie van het epibenthos te maken (tabel 3).

Tabel 3

Schattingen van de produktie P van het epibenthos

Species	Biomassa B * mg C/m ²	Produktie P mg C/m ² .jaar	Turnover $\frac{P}{B}$	Turnover-tijd jaren
<i>Crangon crangon</i> (L.)	70	210	3,00	0,33
<i>Macropipus holsatus</i> (Fabr.)	220	660	3,00	0,33
<i>Asterias rubens</i> (L.)	40	32	0,80	1,25
<i>Ophiura species</i>	90	72	0,80	1,25
Dominante species (totaal)	420	974	2,32	0,43
Epibenthos (totaal)	470	1082	2,32	0,43

* Cf. tabel 1.

De *turnover* van het epibenthos is 2,32 en de *turnover*-tijd is 0,43 jaar (ongeveer 160 dagen) (tabel 2).

Zoals reeds eerder werd aangestipt (fig. 3) gaat de produktie van het epibenthos naar vier andere kompartimenten van het ecosysteem, namelijk naar de kompartimenten organische materie P_{om} , visserij P_{vi} , *Laridae* P_{la} en demersale predatoren P_{dp} . In figuur 5 wordt voor de dominante epibenthische species een semi-quantitatieve - en indien mogelijk een quantitatieve - benadering van de grootte-orde van de fluxen P_i gegeven. Deze zeer arbitraire benadering steunt op

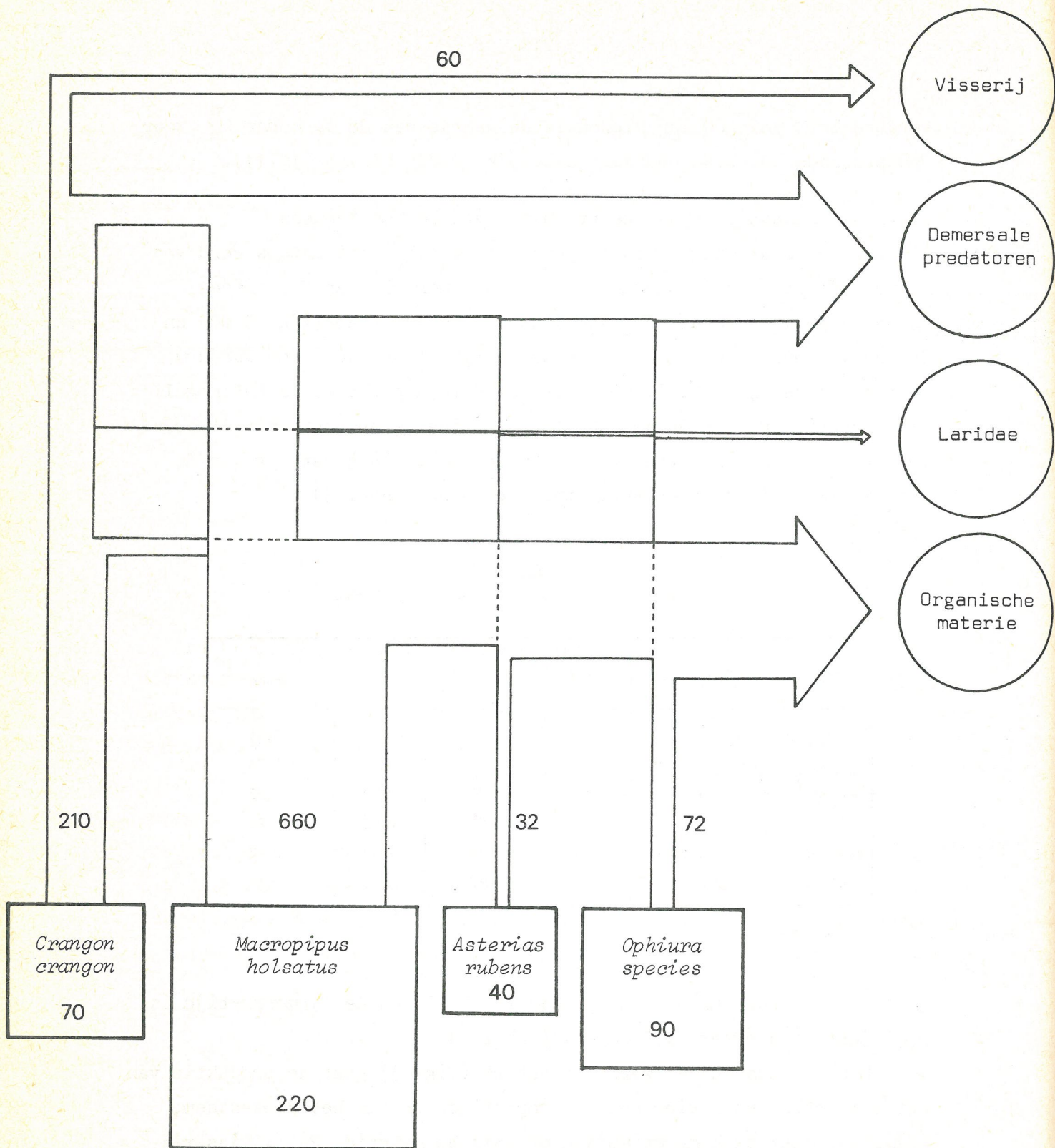


fig. 5.

Semi-quantitatieve benadering van de verdeling van de produktie van de dominante epibenthische species over de verschillende kompartimenten van het mariene ecosysteem. De oppervlakten van de vierkanten zijn evenredig met de biomassa van de verschillende species. Biomassa's in mg C/m^2 , fluxen in $\text{mg C/m}^2\text{.jaar}$.

op volgende vaststellingen en hypothesen :

1) *Crangon crangon* is de enige epibenthische species die commercieel geëxploiteerd wordt (cf. § 2.2.2.1);

2) *Crangon crangon* en *Macropipus holsatus* spelen een belangrijke rol in de voeding van de demersale predatoren (cf. § 2.2.1.1 en 2.2.1.2);

3) *Asterias rubens* en *Ophiura species* hebben geen of slechts zeer weinig natuurlijke vijanden (cf. § 2.2.1.3 en 2.2.1.4);

4) de invloed van de predatie door de *Laridae* is zeer klein of zelfs te verwaarlozen in verhouding tot de overige fluxen van het epibenthos (cf. § 2.2.2.2);

5) de fluxen P_{dp} en P_{om} voor *Macropipus holsatus* zijn van dezelfde grootte-orde. Er bestaat voor het ogenblik geen enkel argument om aan te nemen dat één van deze fluxen groter zou zijn dan de andere.

3.2.3.2.- Schattingen van de consumptie en van de metabolische activiteit (respiratie + faeces + excretie) van het epibenthos

Na de schatting van de produktie P blijven er in de vergelijking $C = R + F + U + P$ (cf. § 3.2.1.) nog vier onbekenden over. De kennis over het metabolisme van de epibenthische species is zeer gering (cf. § 3.2.2.3) zodat het niet mogelijk is afzonderlijke schattingen voor de fluxen R , F en U te formuleren. De som $R + F + U$ van deze drie parameters werd daarom als één geheel beschouwd. Deze variabele kan als de metabolische activiteit van de organismen worden omschreven. Dit herleidt het aantal onbekenden in bovenstaande vergelijking tot twee, namelijk C en $R + F + U$.

Aan de hand van verschillende hypothesen waarbij werd verondersteld dat de verhouding tussen één van beide onbekenden (C of $R + F + U$) en één van de bekende populatie-parameters (B of P) voor de verschillende epibenthische species gelijk is aan de verhouding tussen de overeenkomstige parameters voor *Crangon crangon*, is het mogelijk de waarde van één van deze onbekenden (C of $R + F + U$) te schatten. De waarde van de overblijvende onbekende ($R + F + U$ of C) volgt dan respectievelijk uit $(R + F + U) = C - P$ of $C = P + (R + F + U)$.

In totaal kunnen vier dergelijke hypothesen geformuleerd worden. *A priori* geniet geen enkele van deze hypothesen de voorkeur.

1) $\frac{C}{B} = \text{konstant} = \text{waarde van } \frac{C}{B} \text{ voor } Crangon crangon (= 7,50)$.
Hierbij wordt verondersteld dat de *daily food uptake* per gewichtseenheid C_{dag} gelijk is voor alle species.

2) $\frac{(R+F+U)}{B} = \text{konstant} = \text{waarde van } \frac{(R+F+U)}{B} \text{ voor } Crangon crangon (= 0,22)$. Een vereenvoudigd geval van deze hypothese is $\frac{R}{B} = \text{konstant}$ waarbij wordt verondersteld dat het O_2 -verbruik per gewichtseenheid van alle species hetzelfde is.

3) $\frac{P}{C} = \text{konstant} = \text{waarde van } \frac{P}{C} \text{ voor } Crangon crangon (= 0,40)$.
Hier luidt de hypothese dat de *gross growth efficiency* K_1 van alle species gelijk is.

4) $\frac{P}{(R+F+U)} = \text{konstant} = \text{waarde van } \frac{P}{(R+F+U)} \text{ voor } Crangon crangon (= 0,67)$. Deze laatste hypothese komt in feite neer op de veronderstelling dat $\frac{P}{C}$ konstant is en is dus enkel een andere formulering van de vorige hypothese.

Aan de hand van deze hypothesen werden de consumptie C en de metabolische aktiviteit $(R + F + U)$ van de dominante epibenthische species berekend. De waarden van C en $(R + F + U)$ voor het epibenthos in zijn geheel werden door extrapolatie verkregen (tabel 4).

Tabel 4

Schattingen van de consumptie C en de metabolische aktiviteit $(R+F+U)$ van het epibenthos

Hypothese :			$\frac{C}{B} = c^{te}$		$\frac{R+F+U}{B} = c^{te}$		$\frac{P}{C} = c^{te}$	
Species	Biomassa	Produktie	C	R + F + U	C	R + F + U	C	R + F + U
<i>Crangon crangon</i> (L.)	70	210	525	315	525	315	525	315
<i>Macropipus holsatus</i> (Fabr.)	220	660	1650	990	1650	990	1650	990
<i>Asterias rubens</i> (L.)	90	72	300	268	212	180	80	48
<i>Ophiura</i> species	40	32	675	603	477	405	180	108
Dominante species (totaal)	420	974	3150	2176	2864	1890	2435	1461
Epibenthos (totaal)	470	1082	3500	2418	3182	2100	2705	1623

Biomassa in mg C/m^2 ; produktie in $\text{mg C/m}^2 \cdot \text{jaar}$; C en $R + F + U$ in $\text{mg C/m}^2 \cdot \text{jaar}$.

Een verantwoorde schatting van de fluxen C_{om} , C_{me} en C_{ma} (cf. fig. 3) is niet mogelijk. Rekening houdend met de vaststellingen dat

1) de meiofauna, alleszins voor *Crangon crangon* en waarschijnlijk ook voor de overige epibenthische species (cf. § 3.2.2.1 en fig. 1), slechts een aanvullende voedselbron is en

2) de voeding van de dominante epibenthische species hoofdzakelijk uit dierlijk materiaal en slechts voor een klein aandeel uit detritus bestaat (cf. fig. 1), mag worden verondersteld dat $C_{ma} > C_{me} \geq C_{om}$ of $C_{ma} > C_{om} \geq C_{me}$.

3.3.- Synthese

In tabel 5 wordt een overzicht gegeven van de schattingen van de biomassa B , de consumptie C , de produktie P en de metabolische aktiviteit ($R + F + U$) van de dominante epibenthische species en van het epibenthos in zijn geheel (tabel 5). De waarden voor de consumptie en voor de metabolische aktiviteit zijn gemiddelden van de overeenkomstige waarden in tabel 4. De waarden van de *gross growth efficiency*

Tabel 5

Overzicht van de schattingen van de biomassa en van de fluxen van het epibenthos

Species	B	C	P	R + F + U	K_1	$\frac{P}{B}$	$\frac{B}{P}$
<i>Crangon crangon</i> (L.)	70	525	210	315	0,40	3,00	0,33
<i>Macropipus holsatus</i> (Fabr.)	220	1650	660	990	0,40	3,00	0,33
<i>Asterias rubens</i> (L.)	40	195	30	165	0,16	0,80	1,25
<i>Ophiura species</i>	90	445	70	370	0,16	0,80	1,25
Dominante species (totaal)	420	2815	975	1840	0,35	2,32	0,43
Epibenthos (totaal)	470	3130	1080	2050	0,35	2,32	0,43

B : biomassa in $mg\ C/m^2$

C : consumptie in $mg\ C/m^2.jaar$

P : produktie in $mg\ C/m^2.jaar$

R + F + U : respiratie + faeces + excretie in $mg\ C/m^2.jaar$

K_1 : gross growth efficiency (= P/C)

P/B : turnover

B/P : turnover-tijd in jaren

De waarden van de fluxen werden tot op vijf eenheden afgerond.

K_1 , de *turnover* $\frac{P}{B}$ en de *turnover*-tijd $\frac{B}{P}$ werden eveneens in deze tabel opgenomen (tabel 5).

Een algemeen overzicht van de trofische en metabolische fluxen die het kompartiment epibenthos met de overige kompartimenten uit het mariene ecosysteem verbinden werd in fig. 6 samengevat. Deze figuur geldt tevens als sluitstuk en als besluit van deze bijdrage.

4.- Pelagische en demersale vissen -- niet-commerciële species

4.1.- Inleiding

In deze bijdrage worden de kwalitatieve samenstelling van de ichthyofauna in haar geheel en de kwantitatieve samenstelling van de niet-commerciële fraktie van de ichthyofauna behandeld.

Bij de bespreking van de kwantitatieve samenstelling gaat de aandacht onder meer uit naar de maandelijkse evolutie van de densiteit en de geografische verspreiding van de belangrijkste niet-commerciële species en naar de schattingen van de gemiddelde densiteit en de totale biomassa van deze species in de Belgische kustwateren.

Tenslotte wordt een bondig overzicht van de trofische relaties van de dominante niet-commerciële species gegeven.

4.2.- Schattingen van de biomassa van de niet-commerciële ichthyofauna in de Belgische kustwateren

De schattingen van de biomassa van de niet-commerciële visspecies hebben betrekking op een gebied met een totale oppervlakte van 1.250 km^2 . Dit gebied wordt in het zuid-oosten begrensd door de kustlijn, in het zuid-westen en in het noord-oosten door respectievelijk de Belgische-Franse en de Belgische-Nederlandse grens en in het noord-westen door een parallel met de kustlijn op een afstand van 10 zeemijl (fig. 7).

4.2.1.- Representativiteit van de maandelijkse bemonsteringen

Zowel uit de resultaten van de maandelijkse kwantitatieve analyses in het Westdiep, de Vlakte van de Raan en de Thornton Bank (tabel 6) als

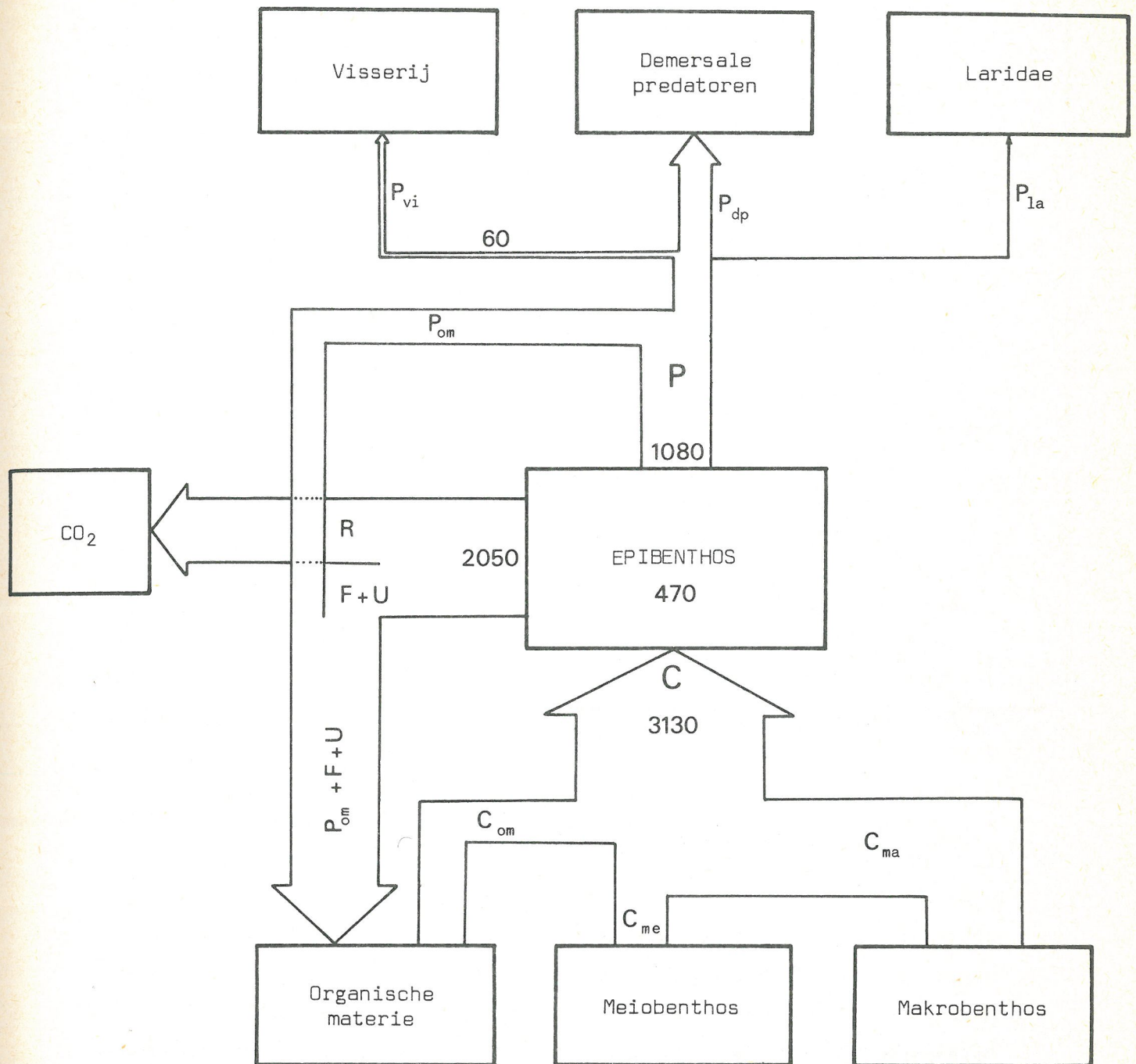


fig. 6.

Biomassa en fluxen van het epibenthos
Biomassa in mg C/m^2 , fluxen in $\text{mg C/m}^2\cdot\text{jaar}$

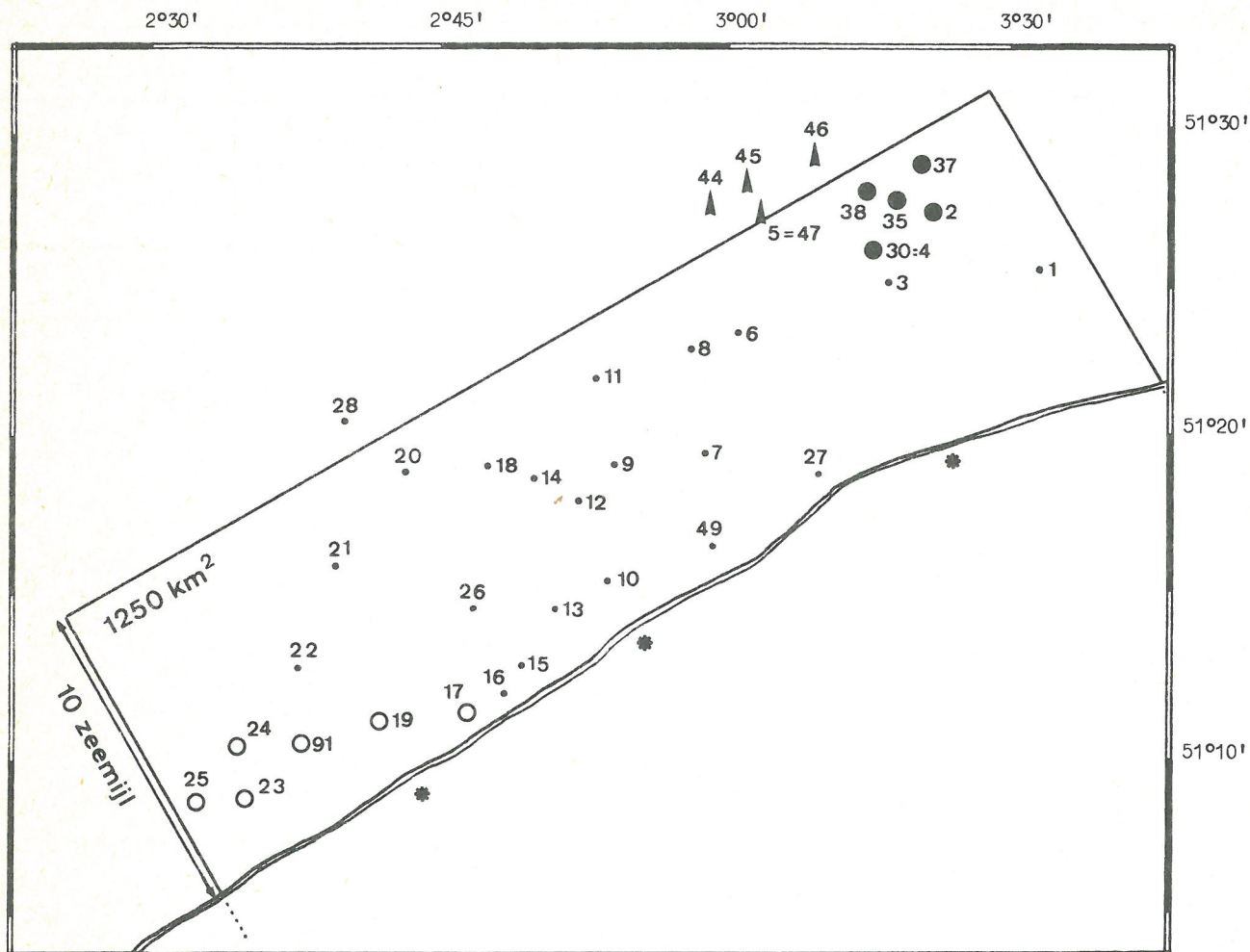


fig. 7.

Posities van de staalname-stations van het Westdiep (○), de Vlakte van de Raan (●), de Thornton Bank (▲) en van de halfjaarlijkse bestandsopnamen (alle aangeduide stations).
Opmerking : station 25 (Westdiep) werd vanaf juni 1975 door station 91 vervangen.

uit de resultaten van de halfjaarlijkse bestandsopnamen langsheen de ganse Belgische kust, blijkt dat niet alle species homogeen verspreid zijn in de Belgische kustwateren. Dit is ondermeer zeer duidelijk het geval voor *Trisopterus luscus* en *Callionymus lyra* (tabel 6) en figuren 8 en 9.

De schattingen van de gemiddelde jaarlijkse densiteit en van de totale biomassa moeten dan ook in functie van de geografische verspreiding van deze species gebeuren.

Tabel 6

Gemiddelde waargenomen densiteiten (in gram vers gewicht per 10.000 m²) van de niet-commerciële visspecies in het Westdiep, de Vlake van de Raan en de Thornton Bank, gedurende de periode juli 1973 - juni 1975

	Westdiep	Vlake van de Raan	Thornton Bank
Niet-commerciële species (totaal)	1432	1733	7259
Pelagische species	1	2	4
Demersale species	1431	1731	7255
<u>Trisopterus luscus</u> (L.)	134	1244	6683
<u>Ciliata mustela</u> (L.)	15	14	14
<u>Callionymus lyra</u> (L.) * **	1010 24 616	90	141
<u>Pomatoschistus minutus</u> (Pallas)	476	322	314
<u>Agonus cataphractus</u> (L.)	63	36	77
<u>Liparis liparis</u> (L.)	24	23	22
Overige demersale species	104	4	8

* Westelijk deel van het Westdiep (= stations 23, 24 en 25).

** Oostelijk deel van het Westdiep (= stations 17 en 19).

4.2.1.1.- Geografische verspreiding van *Trisopterus luscus* (L.)

De populatie van *Trisopterus luscus* vertoont gemiddeld een veel hogere densiteit op de Vlake van de Raan en de Thornton Bank dan in het Westdiep (tabel 6). De reden hiervan dient gezocht in de habitat-voorkeur van deze species. *Trisopterus luscus* verkiest namelijk dieper water [Poll (1947)] en komt daarom veel talrijker voor in de open zee dan in de ondiepe wateren nabij de kust. Deze vaststelling stemt trouwens volledig met de waarnemingen in de Duitse Bocht overeen. In de ondiepe waddengebieden van de Duitse Bocht en de Elbemonding wordt *Trisopterus luscus* immers slechts zeer sporadisch aangetroffen [Meyer-Waarden en Tiews (1965) en Kuhl (1973)].

Voor de berekening van de gemiddelde densiteit en de totale biomassa van *Trisopterus luscus* werden de Belgische kustwateren in twee zones verdeeld (fig. 8). Beide zones worden van elkaar gescheiden door een parallel aan de kustlijn, op een afstand van ongeveer 5 zeemijl van de kust. Zone A stemt overeen met het gebied waarin *Trisopterus*

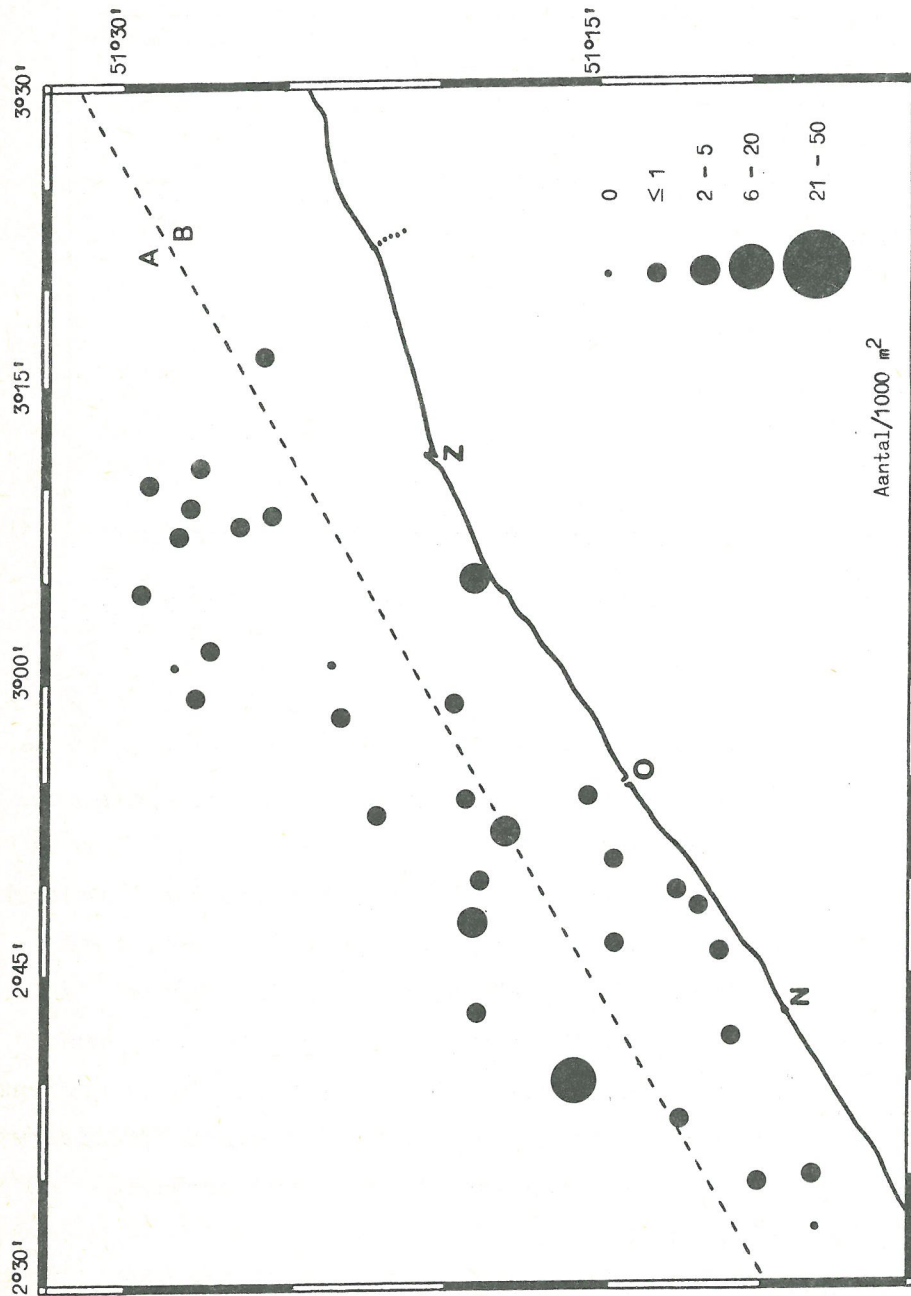


fig. 8a.

Verspreiding van *Irisopterus luscus* in de Belgische kustwateren in april/mei 1973
De streeplijnen in deze figuren geven de grenzen van de gebieden aan, beschouwd
bij de schatting van de biomassa's van deze species.

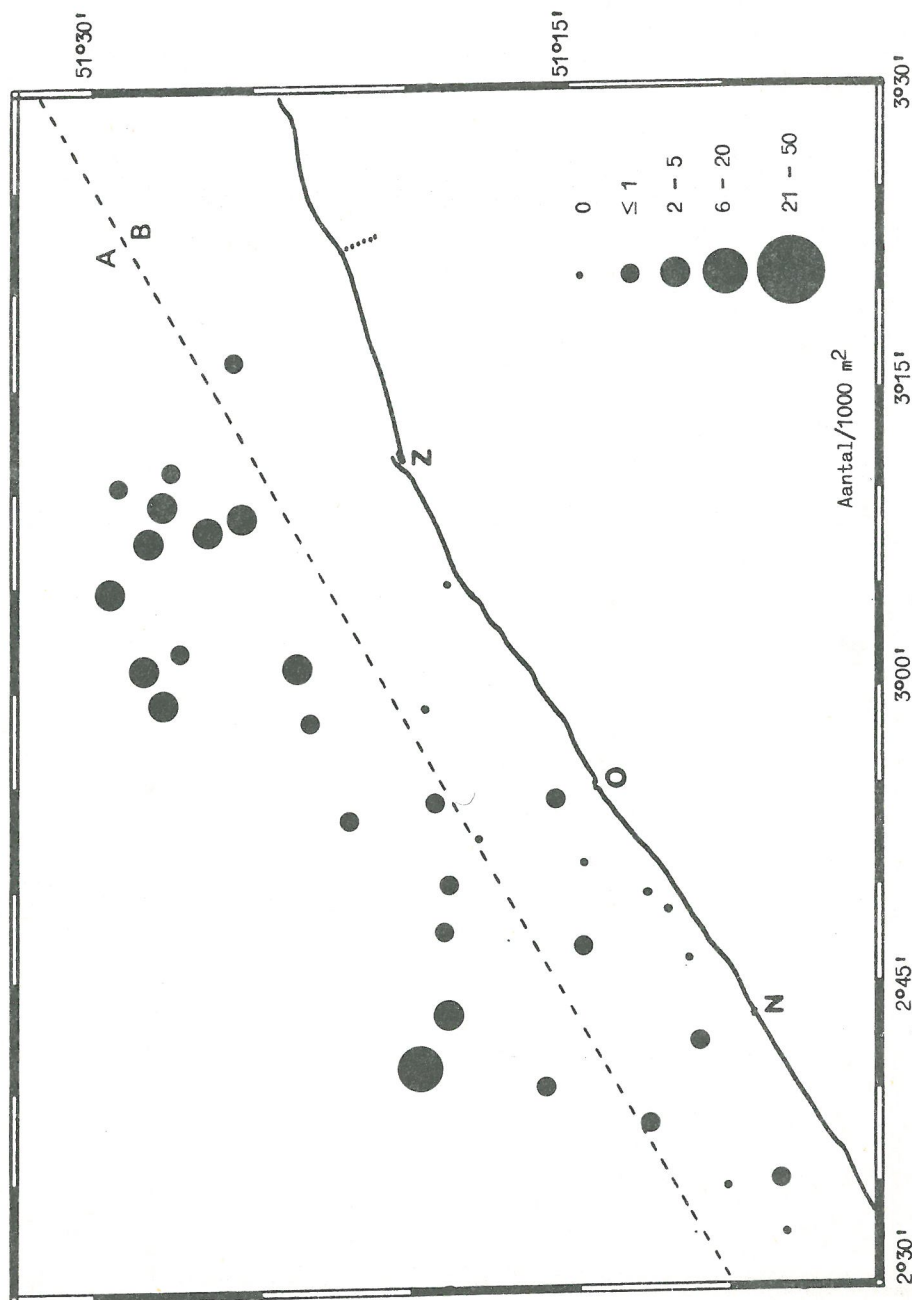


fig. 8b.

Verspreiding van Trisopterus luscus in de Belgische kustwateren in oktober 1973

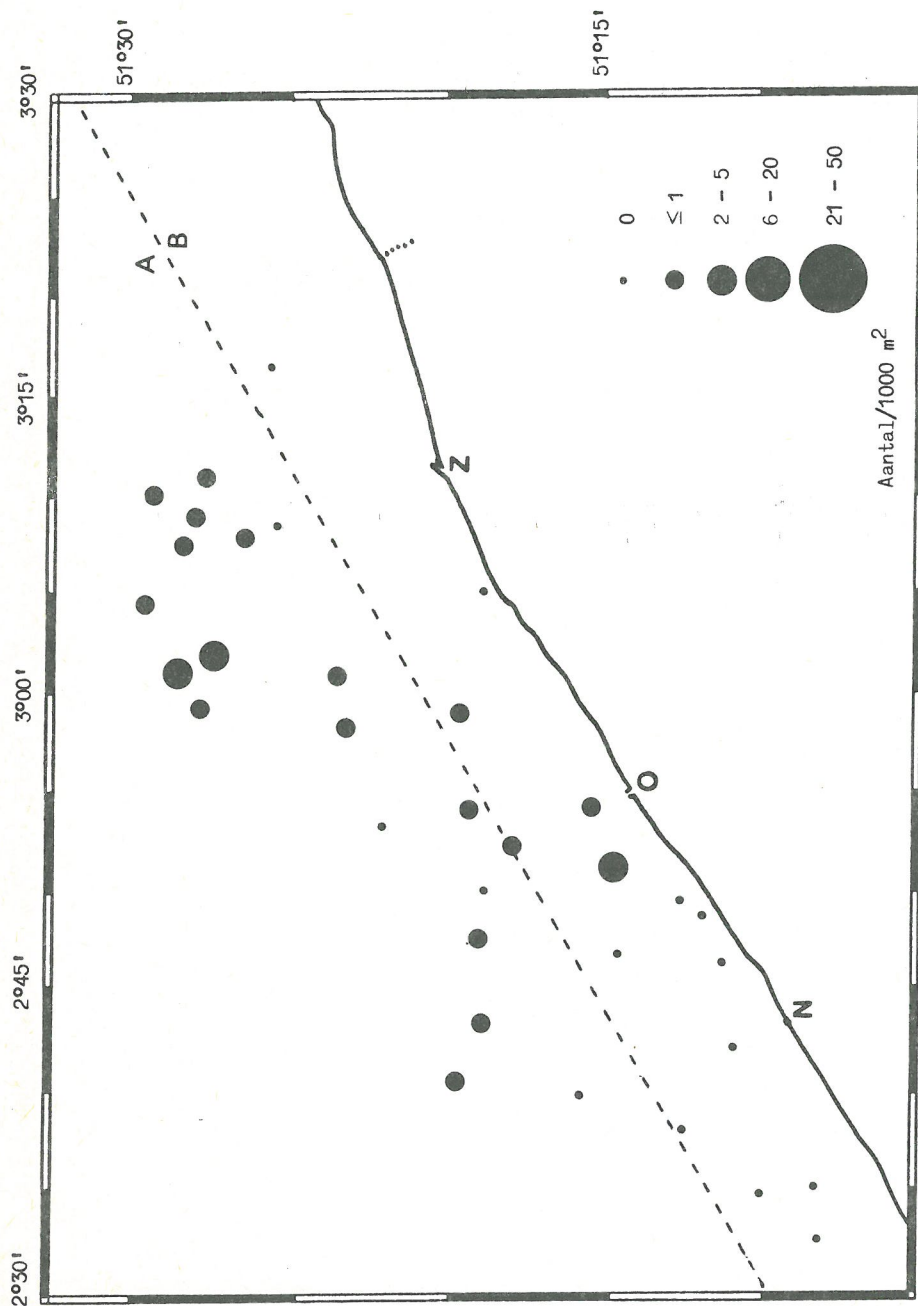


fig. 8c.

Verspreiding van *Trisopterus luscus* in de Belgische kustwateren in april 1974

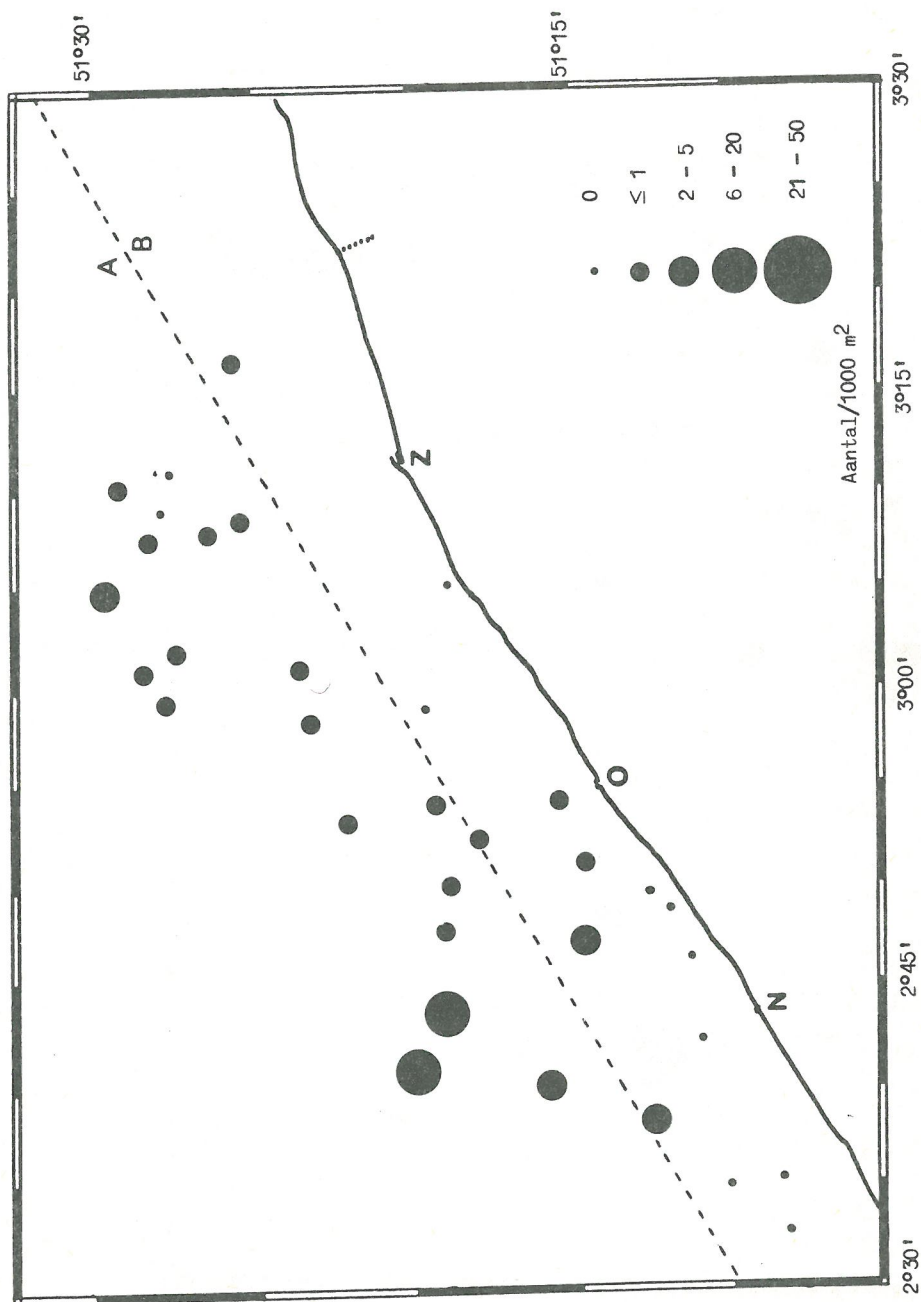


fig. 8d.

Verspreiding van *Trisopterus luscus* in de Belgische kustwateren in oktober 1974

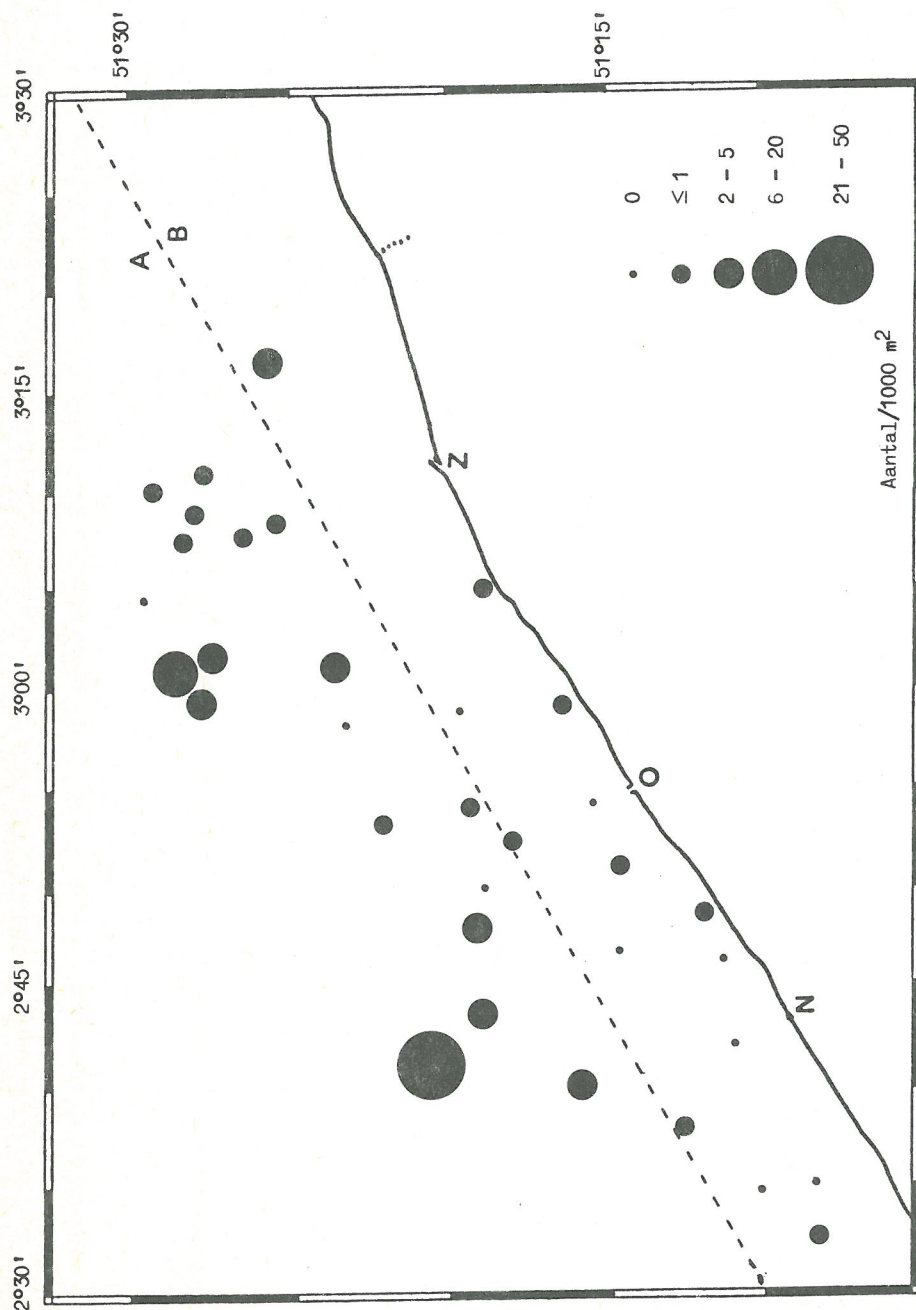


fig. 8e.

Verspreiding van *Trisopterus luscus* in de Belgische kustwateren in april 1975

luscus zeer vaak in grote aantallen wordt aangetroffen; zone B stemt overeen met het gebied waarin deze species slechts zelden en dan meestal in kleine aantallen wordt gevangen (fig. 8). Voor de verdere berekeningen van de gemiddelde densiteit werd verondersteld dat

1) de maandelijkse bemonsteringen op de Vlakte van de Raan en de Thornton Bank representatief zijn voor zone A en

2) de maandelijkse bemonsteringen in het Westdiep representatief zijn voor zone B.

Het overlappingsgebied tussen zone A (respektievelijk zone B) en de zone van 1.250 km^2 bedraagt 640 km^2 (respektievelijk 610 km^2). De schatting van de gemiddelde densiteit van *Trisopterus luscus* in de Belgische kustwateren (= 1.250 km^2 -zone) volgt dan uit

$$\bar{d}_{BK} = \frac{640 \bar{d}_A + 610 \bar{d}_B}{1250}.$$

Hierin zijn \bar{d}_{BK} , \bar{d}_A en \bar{d}_B de gemiddelde densiteiten van *Trisopterus luscus* in, respektievelijk, de Belgische kustwateren, zone A en zone B. \bar{d}_A en \bar{d}_B werden op basis van de waarden in tabel 6 berekend.

4.2.1.2.- Geografische verspreiding van *Callionymus lyra* L.

Callionymus lyra werd in het Westdiep het frequentst aangetroffen (tabel 6). De distributie van deze species in het Westdiep is echter verre van homogeen: 98,5 % van alle exemplaren werden in het westelijk deel van het Westdiep (stations 23, 24 en 25) gevangen, tegenover slechts 1,5 % in het oostelijk deel (stations 17 en 19) [figuur 9 en Redant (1975a)]. Tot nu toe werd voor dit verschijnsel nog geen verklaring gevonden.

Callionymus lyra is, in het algemeen, zeer talrijk in de westelijk gedeelte van de Belgische kustwateren. In de centrale en oostelijke kustwateren komt deze species veel minder frequent voor (figuur 9).

Bij de schatting van de gemiddelde densiteit en de totale biomassa van *Callionymus lyra* werd op analoge wijze als bij *Trisopterus luscus* te werk gegaan. De Belgische kustwateren werden in twee zones verdeeld (figuur 9). Zone C omvat de westelijke kustwateren en komt overeen met

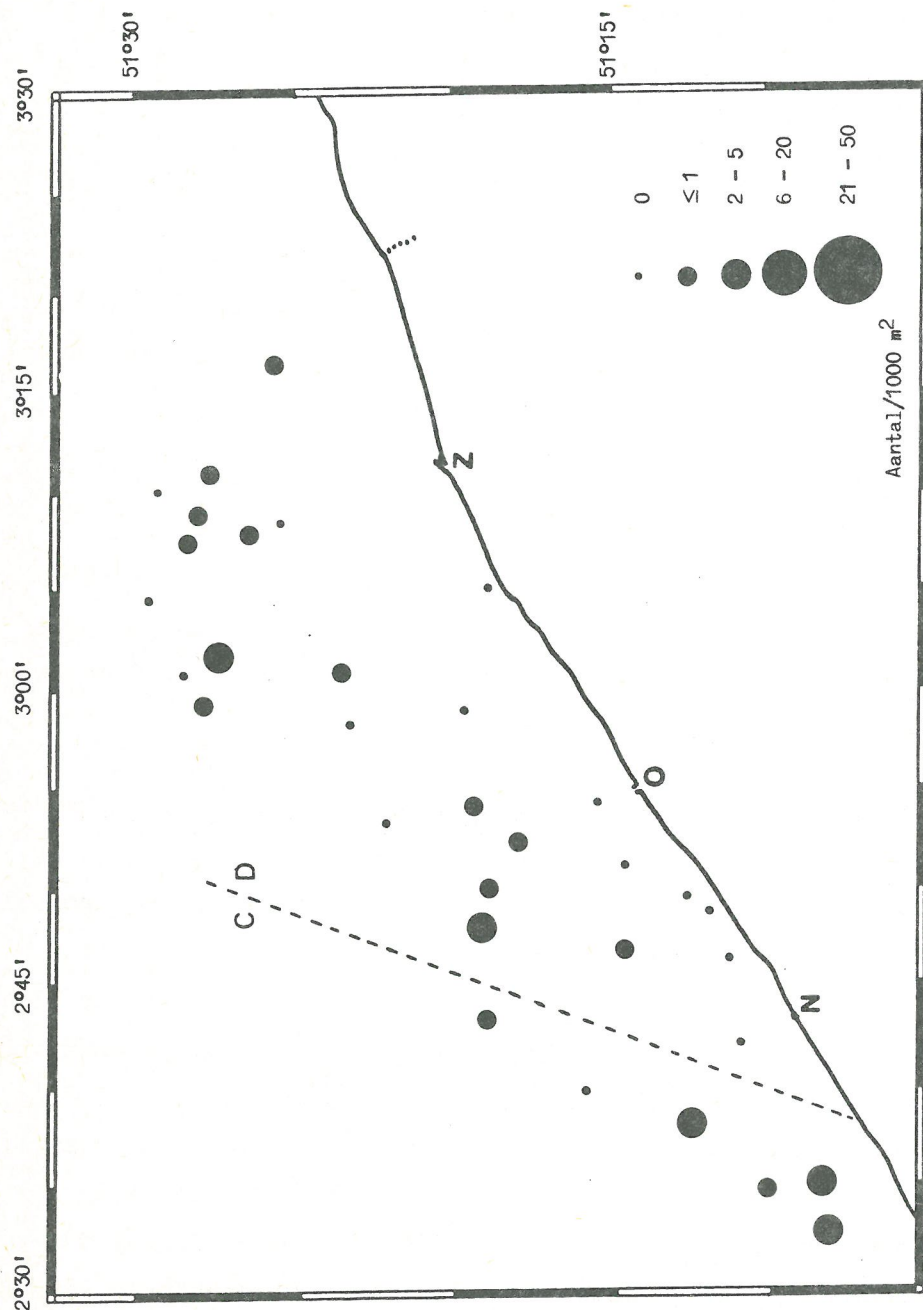


fig. 9a.

Verspreiding van *Callionymus lyra* in de Belgische kustwateren in april/mei 1973
De streeplijnen in deze figuren geven de grenzen van de gebieden aan, beschouwd
bij de schatting van de biomassa's van deze species.

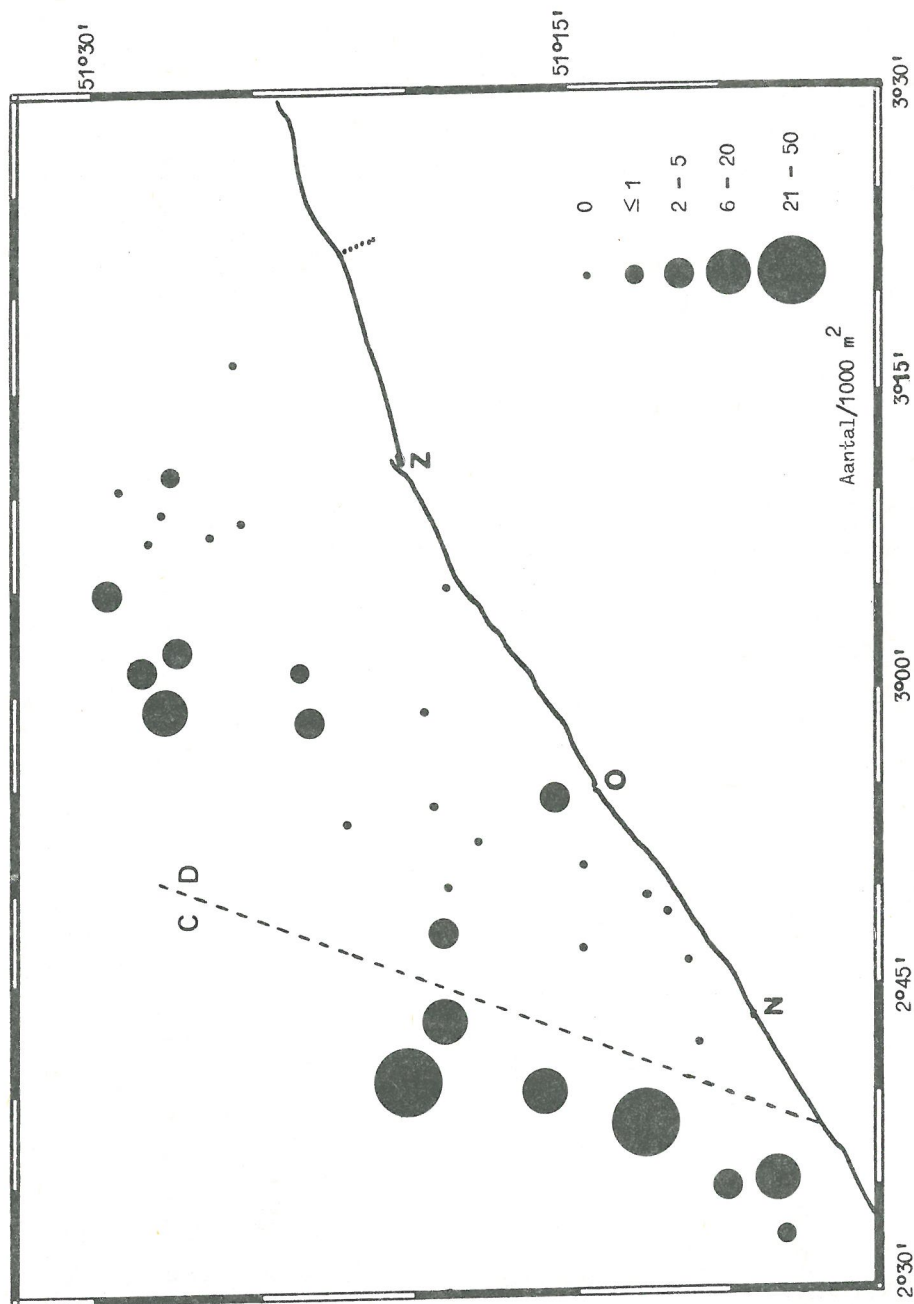


fig. 9b.

Verspreiding van *Callionymus lyra* in de Belgische kustwateren in oktober 1973

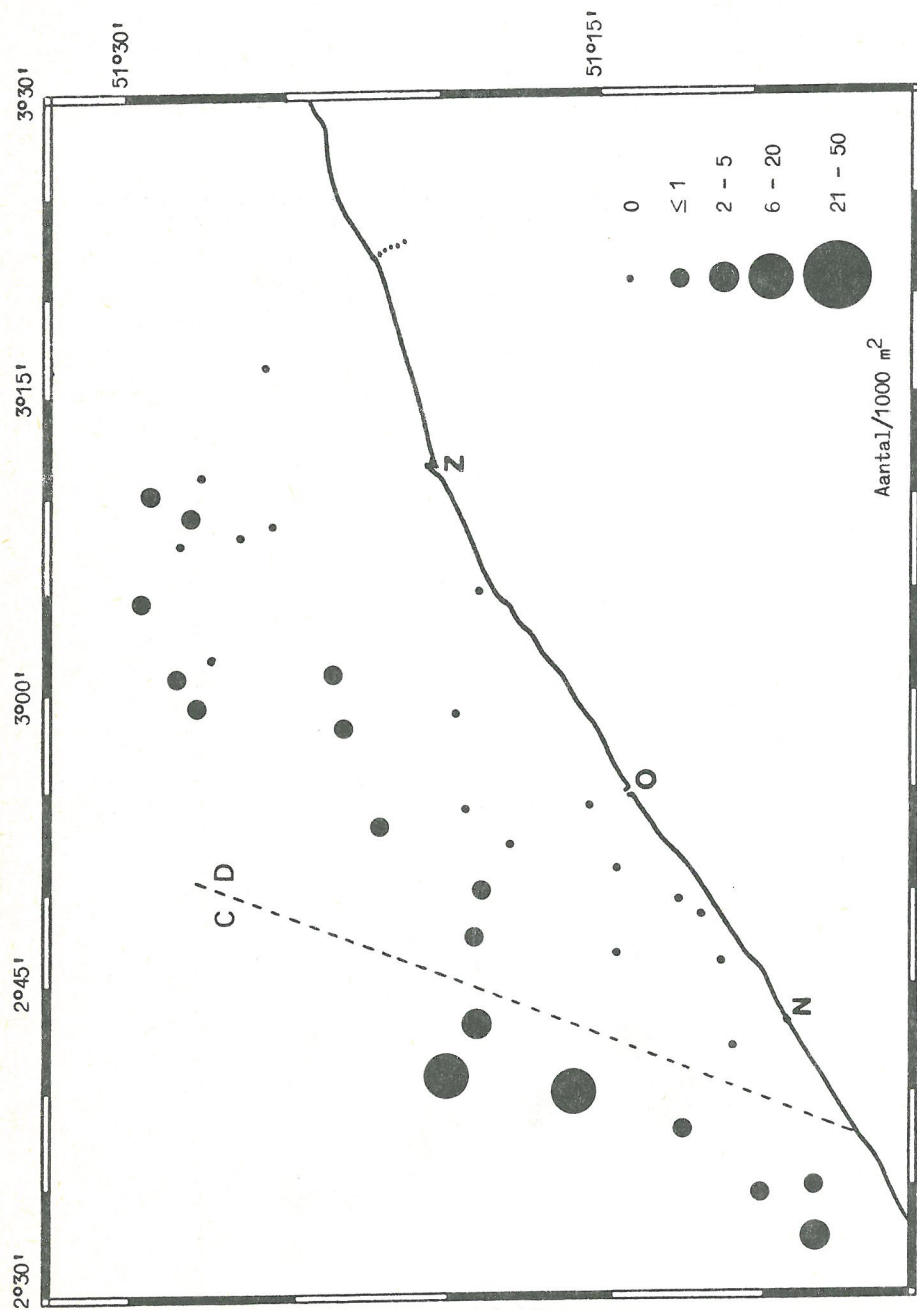


fig. 9c.

Verspreiding van Callionymus lyra in de Belgische kustwateren in april 1974

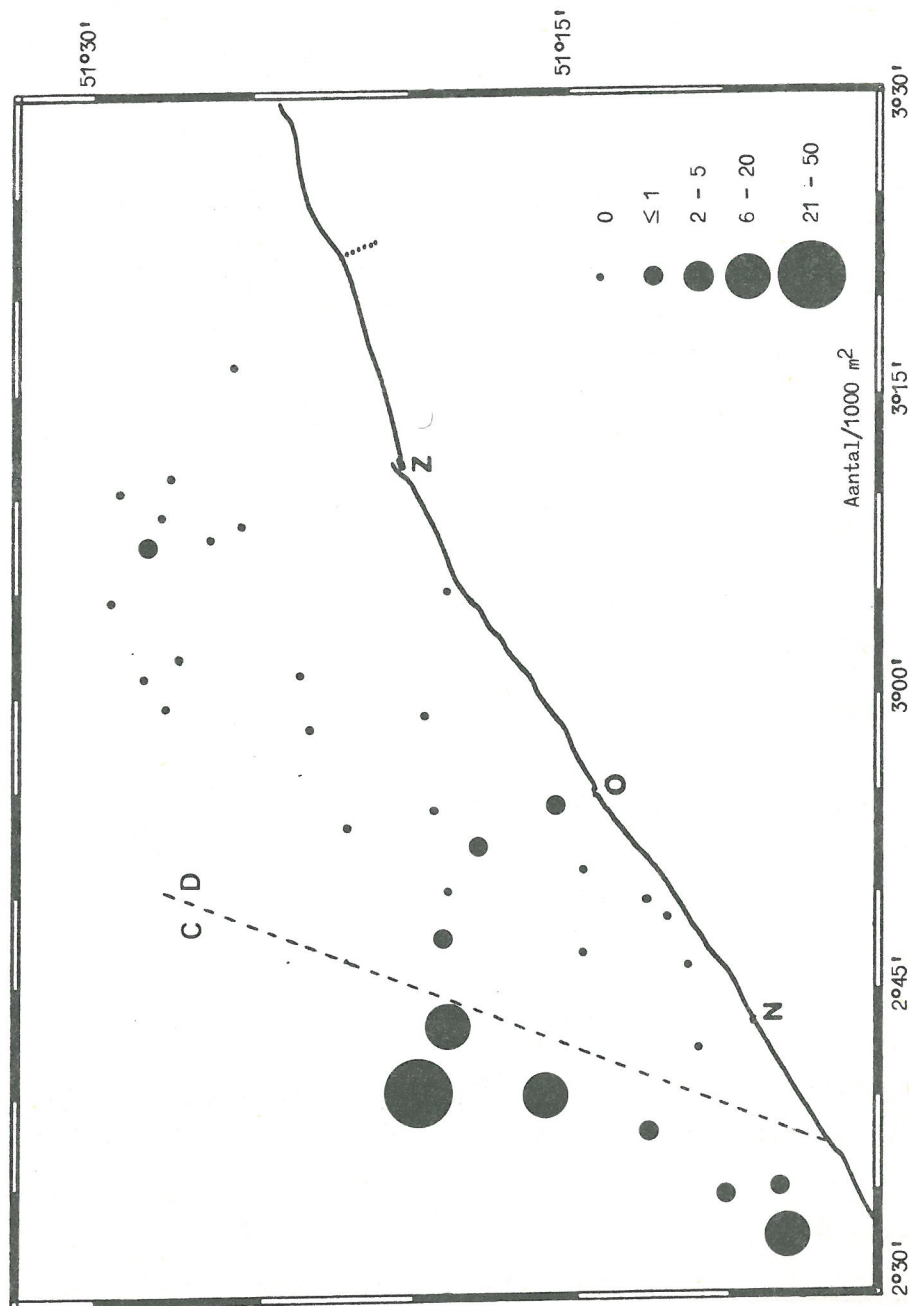


fig. 9d.

Verspreiding van Callionymus lyra in de Belgische kustwateren in oktober 1974

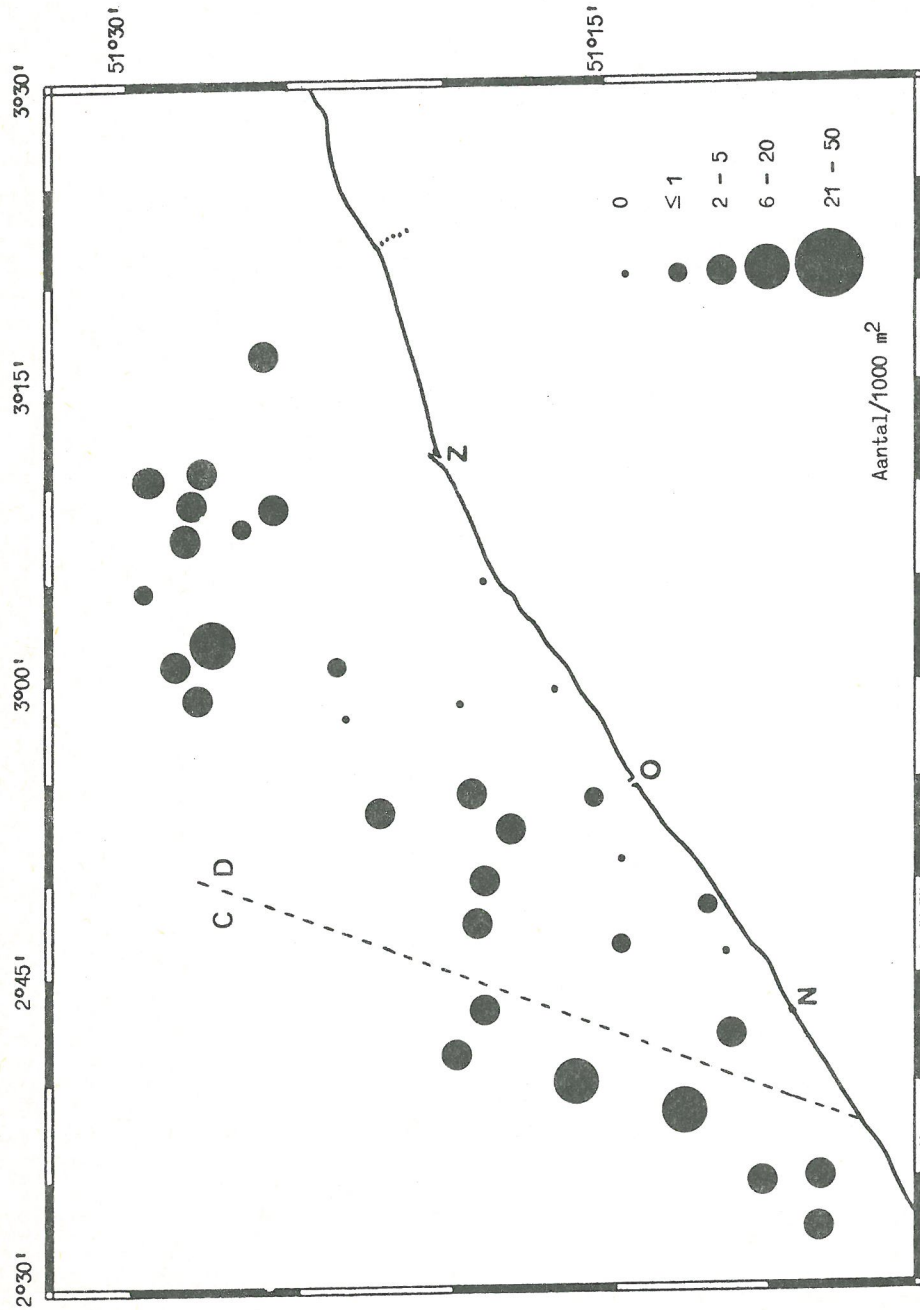


fig. 9e.

Verspreiding van Callionymus lyra in de Belgische kustwateren in april 1975

het gebied waarin *Callionymus lyra* zeer talrijk voorkomt; zone D omvat de rest van de kustwateren en komt overeen met het gebied waarin deze species minder frequent of slechts zeer zelden werd waargenomen.

Voor de berekeningen werd van de hypothese uitgegaan dat

1) de maandelijkse bemonsteringen in het westelijk deel van het Westdiep representatief zijn voor zone C en

2) de maandelijkse bemonsteringen in het oostelijk deel van het Westdiep, de Vlake van de Raan en de Thornton Bank representatief zijn voor zone D.

Het overlappingsgebied tussen zone C (respektievelijk zone D) en de zone van 1.250 km^2 bedraagt 375 km^2 (respektievelijk 875 km^2). De gemiddelde densiteit van *Callionymus lyra* in de Belgische kustwateren ($= 1.250 \text{ km}^2$ -zone) volgt dan uit

$$\bar{d}_{BK} = \frac{375 \bar{d}_C + 875 \bar{d}_D}{1250} .$$

In deze formule zijn \bar{d}_{BK} , \bar{d}_C en \bar{d}_D de gemiddelde densiteiten van *Callionymus lyra* in, respektievelijk, de Belgische kustwateren, zone C en zone D. \bar{d}_C en \bar{d}_D werden aan de hand van de waarden in tabel 6 berekend.

4.2.2.3.- Geografische verspreiding van de overige species

De verspreiding van de overige demersale en pelagische species in de Belgische kustwateren is relatief tot zeer homogeen. Dit blijkt zowel uit de resultaten van de maandelijkse analyses (tabel 6) als uit de resultaten van de halfjaarlijkse bemonsteringen [De Clerck, Cloet en Redant (1973), (1974a,b) en (1975)]. De berekening van de gemiddelde densiteit en van de totale biomassa van deze species stelt dan ook geen verdere problemen.

4.3.- Schattingen van de biomassa

De schattingen van de gemiddelde jaarlijkse densiteit en van de totale biomassa van de niet-commerciële ichthyofauna in de Belgische kustwateren (tabel 3) zijn gebaseerd op

- 1) de gemiddelde jaarlijkse waargenomen densiteiten van deze species in het Westdiep, de Vlake van de Raan en de Thornton Bank (tabel 6);
- 2) de gemiddelde conversie-faktor voor de omrekening van vers gewicht naar droog gewicht, namelijk 0,50 (Herman, persoonlijke mededeling) en
- 3) de conversie-faktor voor de omrekening van droog gewicht naar gewicht in gram koolstof, namelijk 0,20 .

De gemiddelde densiteit van de niet-commerciële pelagische ichthyofauna bedraagt slechts $0,02 \text{ mg C/m}^2$. Deze waarde is, in vergelijking met de gemiddelde densiteit van de demersale species ($28,0 \text{ mg C/m}^2$) (tabel 7) verwaarloosbaar klein.

Tabel 7

Schattingen van de gemiddelde jaarlijkse densiteit en de totale biomassa van de niet-commerciële demersale visspecies in de Belgische kustwateren (= zone 1250 km^2)

Species	Gemiddelde jaarlijkse densiteit			Totale biomassa		
	Vers gewicht mg/m^2	Droog gewicht mg/m^2	mg C/m^2	Vers gewicht 10^6 g	Droog gewicht 10^6 g	10^6 g C
<i>Trisopterus luscus</i> (L.)	194,0	97,0	19,5	242,5	121,0	24,0
<i>Callionymus lyra</i> (L.)	37,0	18,5	3,5	46,0	23,0	4,5
<i>Pomatoschistus minutus</i>	37,5	18,5	3,5	47,0	23,5	4,5
Overige niet-commerciële demersale species	13,5	7,0	1,5	17,0	8,5	1,5
Niet-commerciële demersale species (totaal)	282,0	141,0	28,0	352,5	176,0	34,5

De gemiddelde densiteit van de commerciële demersale ichthyofauna in de kustzone is ongeveer $21,0 \text{ mg C/m}^2$ (De Clerck, persoonlijke mededeling). De gemiddelde densiteit van alle demersale species samen is dan ongeveer $49,0 \text{ mg C/m}^2$. Hieruit volgt dat de niet-commerciële species ongeveer 57 % van de totale biomassa van de demersale vissen vertegenwoordigen.

Trisopterus luscus is met een gemiddelde densiteit van $19,5 \text{ mg C/m}^2$ één van de belangrijkste demersale species (tabel 3). De relatief hoge waarde van de gemiddelde densiteit van *Pomatoschistus minutus* is wel enigszins verrassend. Deze kleine visspecies (maximale lengte 10 cm , maximaal gewicht 3 tot 3,5 g) heeft een gemiddelde

densiteit van $3,5 \text{ mg C/m}^2$ en is daarmee quantitatief even belangrijk als *Callionymus lyra* en zelfs belangrijker dan alle overige niet-commerciële species samen (tabel 7).

5.- Inventaris van de trofische relaties van de dominante niet-commerciële species

In dit hoofdstuk wordt een bondig overzicht gegeven van de voeding van de belangrijkste niet-commerciële species en van hun betekenis voor de hogere trofische niveau's.

5.1.- De voeding van de dominante niet-commerciële species

5.1.1.- *Trisopterus luscus* (L.)

De voeding van *Trisopterus luscus* bestaat hoofdzakelijk uit Decapoda (*Crangon*, *Portunus* en *Carcinus*), Mysidacea (*Neomysis*, *Gastrosaccus* en *Paramysis*), Amphipoda en kleine vissen (*Pomatoschistus*) [Todd (1907); Gilis (1952); Kuhl (1973) en Redant (1975c)].

Crangon crangon is veruit de belangrijkste prooi van *Trisopterus luscus*. Deze species werd in 60 tot 80 % van de maaginhouden van *Trisopterus luscus*, afkomstig uit kustzones (Duitse Bocht en Belgische kust) teruggevonden [Gilis (1952); Kuhl (1973) en Redant (1975c)]. In de exemplaren afkomstig uit de Belgische kustwateren vertegenwoordigt *Crangon crangon* gemiddeld 35 % van het gewicht van de maaginhouden [Redant (1975c)].

De overige Decapoda die min of meer frequent in de magen van *Trisopterus luscus* worden genoteerd zijn (in systematische volgorde) *Pandalus montagui*, *Pandalina brevirostris*, *Hippolyte varians*, *Processa species*, *Crangon allmanni*, *Pontophilus trispinosus*, *Pagurus bernhardus*, *Porcellana species*, *Galathea species*, *Macropipus* (*Portunus*) *holsatus*, *Carcinus maenas* en *Macropodia species* [Todd (1907); Kuhl (1973) en Redant (1975c)].

5.1.2.- Callionymus lyra L.

De voeding van *Callionymus lyra* werd nog niet in detail bestudeerd [Poll (1947) en Wheeler (1969)]. Deze species zou zich ondermeer met *Decapoda* voeden [Wheeler (1969)] maar momenteel bestaan hiervoor geen tastbare bewijzen.

5.1.3.- Pomatoschistus minutus (Pallas)

Pomatoschistus minutus voedt zich met *Polychaeta* (o.a. *Lanice*), *Decapoda* (*Crangon* en eieren van *Brachyura*), *Mysidacea* en *Amphipoda* [Blegvad (1917) en Kuhl (1961)].

De voeding van *Pomatoschistus minutus* vertoont een duidelijke verschuiving naarmate dit organisme groeit. Tot een lengte van 25 tot 30 mm voedt *Pomatoschistus minutus* zich bijna uitsluitend met *Copepoda*. Van 25 - 30 mm tot 50 mm bestaat de voeding uit *Copepoda*, *Polychaeta*, *Amphipoda* en *Crangon* (lengte tot 10 mm) en vanaf 50 mm worden geen *Copepoda* meer in de maaginhouden aangetroffen [Kuhl (1961)].

5.1.4.- Besluit

Uit dit overzicht blijkt zeer duidelijk dat de belangrijkste niet-commerciële species zich in hoofdzaak met epibenthische organismen voeden. De trofische relaties die in deze paragraaf werden behandeld zijn schematisch in figuur 10 weergegeven.

5.2.- Belang van de dominante niet-commerciële species voor de hogere trofische niveau's

5.2.1.- *Trisopterus luscus* (L.)

Trisopterus luscus wordt sporadisch aangetroffen in de voeding van piscivore demersale predatoren zoals *Gadus morhua*, *Gadus merlangus*, *Rhombus maximus* en *Rhombus laevis* [Todd (1907) en Braber en De Groot (1973)].

De verwante species *Trisopterus minutus* werd herhaaldelijk teruggevonden in de magen van *Gadus morhua* uit de Centrale en Noordelijke Noordzee [Rae (1967)].

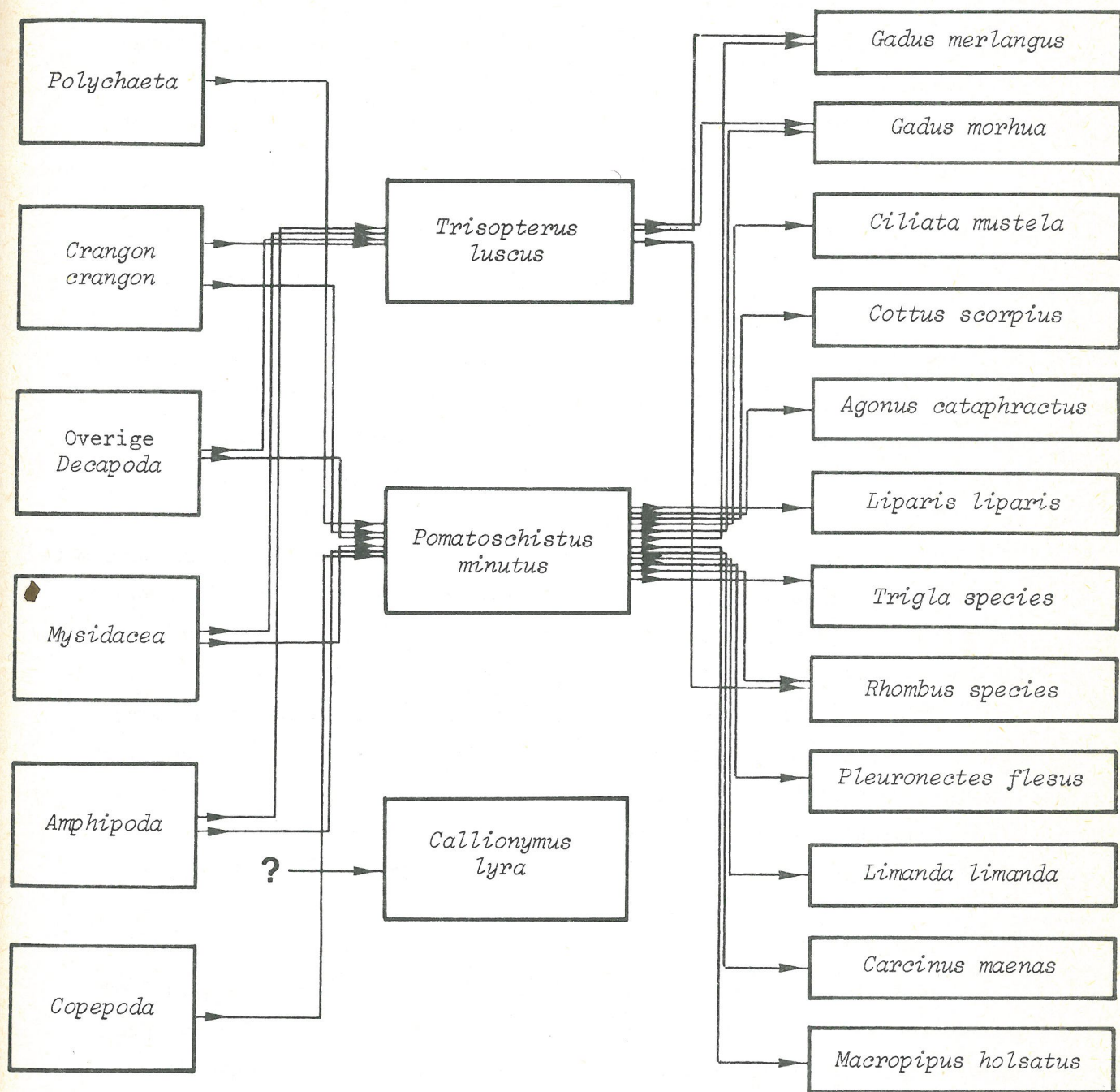


fig. 10.

Inventaris van de trofische relaties van de belangrijkste niet-commerciële visspecies.
Origineel schema, gecompileerd aan de hand van bibliografische gegevens.

5.2.2.- Callionymus lyra (L.)

Callionymus lyra komt bijna nooit in de voeding van andere organismen voor. Voor zover aan de rapporteur bekend is werd deze species, tot nu toe, slechts één maal in de maaginhoud van *Rhombus maximus* waargenomen [Braber en De Groot (1973)].

5.2.3.- Pomatoschistus minutus (Pallas)

De populatie van *Pomatoschistus minutus* is een belangrijke voedselbron voor verschillende demersale predatoren. Deze species werd zeer frequent aangetroffen in de maaginhouden van (in systematische volgorde) *Gadus merlangus*, *Trisopterus luscus*, *Gadus morhua*, *Ciliata mustela*, *Cottus scorpius*, *Agonus cataphractus* en *Liparis liparis* [Redeke (1906); Todd (1907); Blegvad (1917); Hartling (1938); Gilis (1952); Kuhl (1961) en (1973) en Redant (1975c) en (1975d)].

Pomatoschistus minutus komt eveneens, zij het dan in veel mindere mate dan bij de vorige species, voor in de voeding van *Trigla species*, *Rhombus maximus*, *Rhombus laevis*, *Pleuronectes flesus* en *Limanda limanda* [Blegvad (1917); Gilis (1952) en Braber en De Groot (1973)].

Alle zopas vermelde predatoren komen, met uitzondering van *Rhombus species*, frequent of zeer frequent in de Belgische kustwateren voor [tabel 2 en Redant (1975a)].

Tenslotte dient nog vermeld dat *Pomatoschistus minutus* door *Carcinus maenas* en *Portunus species* gepredeerd wordt [Blegvad (1915)].

5.2.4.- Besluit

Trisopterus luscus en *Callionymus lyra* worden slechts zelden door predatoren van hogere orde gegeten. *Pomatoschistus minutus* daarentegen speelt een zeer belangrijke rol in de voeding van verschillende demersale en epibenthische species.

De belangrijkste trofische relaties die in deze paragraaf werden besproken zijn eveneens in figuur 10 samengevat.

Referenties

- ALLEN, E.J., (1899). On the fauna and bottom-deposits near the thirty-fathom line from Eddystone Grounds to Start Point, *J. Mar. Biol. Ass. U.K., N.S.*, 4, 365-540.
- ALLEN, J.A., (1960). On the biology of *Crangon allmanni* Kinahan in Northumberland Waters, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 34, 481-508.
- ARNTZ, W.E., (1971). Biomasse und Produktion des Makrobenthos in der tieferen teilen der Kieler Bucht in Jahr 1968. *Kieler Meeresforsch.*, 27, 36-72.
- BARNES, R.D., (1968). *Invertebrate Zoology*, Ed. W.B. Saunders and Company, London.
- BLEGVAD, H. (1915). Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters, *Rep. Dan. Biol. Stat.*, 22, 41-78.
- BLEGVAD, H., (1917). On the food of fish in the Danish waters within the Skaw, *Rep. Dan. Biol. Stat.*, 24, 17-72.
- BODDEKE, R. en DAAN, N., (1971). Waar zijn de garnalen gebleven, *Visserij*, 24, 323-335.
- BRABER, L. en De Groot, S.J., (1973). The food of five flatfish species (*Pleuronectiformes*) in the southern North Sea, *Neth. Journ. Sea Res.*, 6, 1/2, 163-172.
- DAAN, N., (1973). A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod, *Gadus morhua*, *Neth. Journ. Sea Res.*, 6, 4, 479-517.
- DARO, M.H., (1975). *De rol van het zooplankton in de ecologie van de Spuikom te Oostende*, Doktoraatsproefschrift, VUB.
- GERLACH, S.A., (1969). On the importance of marine meiofauna for benthos communities, I.C.E.S., Shellfish and Benthos Comm., C.M. 1969/K : 37.
- GILIS, Ch., (1952). De garnalenvisserij op de Belgische kust : haar evolutie in de loop van de jaren 1935 - 1951 en haar invloed op de garnalenstapel, Ed. Zeewetensch. Instit., Verhandeling 8.
- HAGERMAN, L., (1970). The oxygen consumption of *Crangon vulgaris* (Fabr.) (Crustacea Natantia) in relation to salinity, *Ophelia*, 7, 283-292.
- HAVINGA, B., (1930). Der Granat (*Crangon vulgaris* Fabr.) in den holländischen Gewässern, *Journal du Conseil*, 5, 1, 57-87.

- HERTLING, H., (1938). Quantitatieve Nahrungsuntersuchungen an Schellfischen (*Gadus aeglefinus*), Wittlingen (*Gadus merlangus*) und Dorschen (*Gadus morhua*) aus der Nordsee unter besonderer Berücksichtigung des Wärmtewerter der Nahrung, *Ber. dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, NF, 9, 2, 274-317.
- HOLTHUIS, L.B., (1950). *Fauna van Nederland*, Decapoda en Stomatopoda, Ed. A.W. Sijthoff's Uitgeversmij, Leiden.
- HOVART, P. en De CLERCK, R., (1970). Biologische parameters van kabeljauw (*Gadus morhua* L.) op Belgische kust, *Meded. Fakult. Landbouwwetensch.*, Gent, 35, 1, 409-425.
- JONES, D.J., (1973). Variation in the trophic structure and species composition of some invertebrate communities in polluted kelp-forests in the North Sea, *Marine Biology*, 20, 351-365.
- JONES, R., (1954). *The food of whiting and a comparison with that of the haddock*, Scottish Home Dept., Marine Research, 2.
- KUHL, H., (1961). Nahrungsuntersuchungen an einigen Fischen im Elbemündungsgebiet, *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, 16, 2, 90-104.
- KUHL, H., (1963). Über die Nahrung der Scharbe (*Limanda limanda* L.), *Arch. Fischwiss.*, 14, 1/2, 8-17.
- KUHL, H., (1964). Protokoll zu den Nahrungsuntersuchungen an einigen Fischen der Elbemündung, *Veröff. Inst. Küst.-und Binnenfisch.*, 32, 1-30.
- KUHL, H., (1973). Nahrungsuntersuchungen an einigen Gadiden im Elbemündungsgebiet, *Arch. Fischwiss.*, 24, 1/3, 141-149.
- LARSEN, K., (1936). The distribution of the invertebrates in the Dybsø Fjord, their biology and their importance as fish food, *Rep. Dan. Biol. Stat.*, 41, 3-36.
- LELOUP, E. en GILIS, Ch., (1965). *Zeedieren waargenomen in de experimentele garnaalvangsten (1949-1964)*, Ed., Zeewetenschap. Instit., Verhandeling 1965/2.
- MEIXNER, R., (1966). The effects of food supply on moulting, growth and spawning of the brown shrimp (*Crangon crangon*), I.C.E.S., Shellfish and Benthos Comm., C.M. 1966/M : 5.
- MEIXNER, R., (1967). Reproduction of the sand shrimp (*Crangon crangon* L.), FAO, World Scient. Conf. Biol. and Cult. Shrimps and Prawns, paper FR : BCSP/67/E/5.
- MEIXNER, R., (1969). Wachstum, Häutung und Fortpflanzung von *Crangon crangon* bei Einzelaufzucht, *Ber. dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, 20, 2, 93-111.

- MISTAKIDIS, M.N., (1958). Comparative fishing trials with shrimp nets 1954-1956, Min. Agr. Fish. and Food, *Fishery Investigations*, Series II, 22.
- NEWELL, R.C., (1970). *Biology of Intertidal Animals*, Ed. Logos Press Ltd., London.
- ODUM, E., (1971). *Fundamentals of Ecology*, Ed. W.B. Saunders Company, London.
- PANDIAN, T.J., (1975). *Mechanisms of Heterotrophy*, in Kinne, O., (1975), *Marine Ecology*, Volume I, *Physiological mechanisms*, Part I, 61-250, Ed. J. Wiley and Sons, Toronto, London.
- PLAGMANN, J., (1939). Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* Fabr.), *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 2, 1, 114-162.
- RAE, B.B., (1967). The food of cod in the North Sea and on west of Scotland grounds, Dept. Agr. and Fish. Scotland, *Marine Research*, 1.
- REDANT, F., (1972). *Groei en geslachtsverandering bij Crangon crangon (L.) voor de Belgische kust*, Licentiaatsverhandeling, VUB.
- REDANT, F., (1974). A qualitative and quantitative study on the invertebrates in the catches of experimental shrimp fishing in the Westdiep, I.C.E.S., Shellfish and Benthos Comm., C.M. 1974/K : 21.
- REDANT, F., (1975a). The importance of post-larval *Caridea* in the food of *Trisopterus (Gadus) luscus* (L.), in voorbereiding.
- REDANT, F., (1975b). The importance of post-larval *Caridea* in the food of *Gadus merlangus* (L.), in voorbereiding.
- REDANT, F., (1975c). Seasonal abundance off the Belgian coast of some *Teleostomi* preying upon brown shrimp (*C. crangon*), I.C.E.S., Shellfish and Benthos Comm., C.M. 1975/K : 44.
- REDEKE, H.C., (1906). Verslag omtrent onderzoekingen over het voedsel van eenige visschen, *Jb. Rijksinst. Onderz. Zee*, 1905, 88-111.
- RICHARD, A., (1971). *Contribution à l'étude de la croissance et de la maturation sexuelle de Sepia officinalis L.*, Thèse de l'université de Lille I.
- TIEWS, K., (1954). Die biologischen Grundlagen der Büsumer Garnelenfischerei, *Ber. dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, 13, 3, 235-269.
- TIEWS, K., (1961). The role of whiting as an undesirable guest in German coastal waters, I.C.E.S., Near Northern Seas Comm., Report 28.

- TIEWS, K., (1965a). Lichtung des Nordseegarnelenbestandes (*Crangon crangon*) durch Wegfrass., *Arch. Fischwiss.*, 16, 2, 169-181.
- TIEWS, K., (1965b). An attempt to estimate the predation of shrimps caused by predatory fish on the German coast, I.C.E.S., Shellfish Comm., Report 24.
- TIEWS, K., (1967). Synopsis of biological data on common shrimp *Crangon crangon* (Linn. 1758), FAO, Fisheries Synopsis, nr 91.
- TODD, R.A., (1907). Second report on the food of fishes (North Sea 1904-1905), Mar. Biol. Ass. U.K., Intern. Fish. Investig., Second Report on Fish. and Hydrogr. Investig. in the North Sea and Adjacent waters, 1904-1905, II, 1, 49-163.
- WOLFF, W.J., (1965). *Stekelhuidigen*, Ed. SWG-tabellenserie, Uitgegeven door Kon. Ndl. Nat. Hist. Ver. en Ndl. Jeugdbond Nat. Studie (NJN), nr 20.
- YONGE, C.M., (1949). *The Sea Shore*, Ed. The Fontana Library, London.

Hoofdstuk IX

Mikrobiologische activiteiten in de sedimenten

Door de sedimentatie van de dode planktonische organismen en hun uitwerpselen, door de uitwerpselen en het afsterven van benthische organismen en de sedimentatie van terrigeen materiaal in suspensie, wordt particulier organisch materiaal toegevoerd aan de sedimenten.

De sedimenten van de Noordzee bevatten tussen 0,5 en 16 % organisch materiaal. De horizontale verspreiding voor de Belgische en Nederlandse kust is weergegeven in figuur 1.

De bakteriële activiteit in de sedimenten speelt een grote rol bij de degradatie van het organisch materiaal. Nutrienten, als resultaat van deze degradatie, worden opgestapeld in het interstitieel water en diffunderen naar de waterkolom.

Het schatten der snelheden van de microbiologische activiteiten in de sedimenten en de flux van de nutriënten naar de waterkolom worden in onderstaande paragraaf behandeld.

1.- Methodologie

1.1.- Meten van het zuurstofverbruik

De meest gebruikte experimentele methode om de activiteit van benthische gemeenschappen te bepalen is het meten van het O_2 verbruik der sedimenten *in situ* [Hargrave (1969); Pamatmat en Fenton (1968)].

Deze methode bezit nochtans een aantal nadelen :

- zijn technische moeilijkheid, voornamelijk in de Noordzee, waar het werk voor de duikers moeilijk is door de aanwezigheid van sterke stromingen;

Gewichtsverlies bij 550 °C

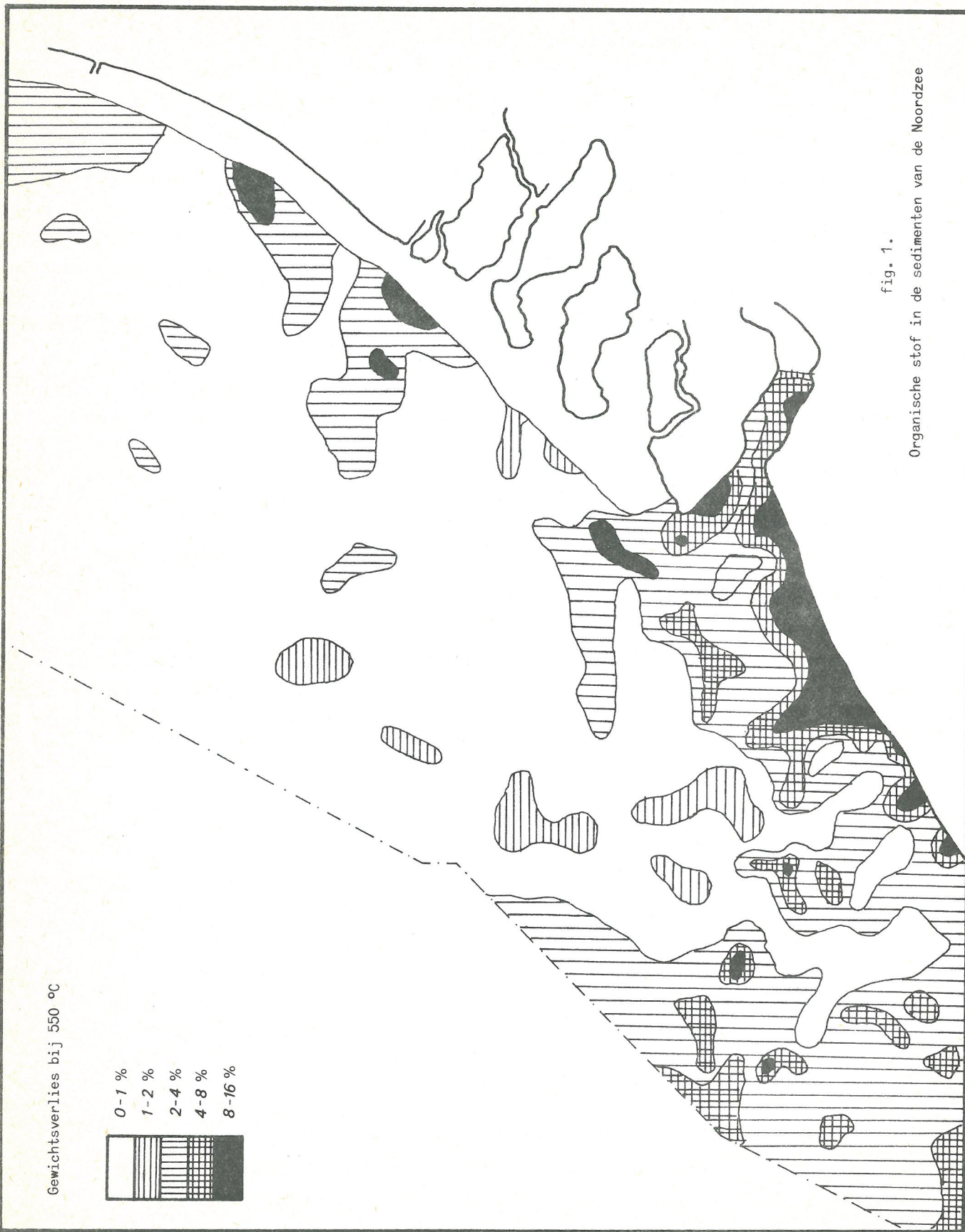
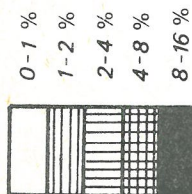


fig. 1.

Organische stof in de sedimenten van de Noordzee

- de moeilijkheden om binnen in een klok of een "carot" met sedimenten de *in situ* bestaande turbulenties te realiseren die mede bepalend zijn voor de biologische activiteiten en de uitwisselingen tussen interstitieel en bovenliggend water;

- het feit dat de methode geen onderscheid maakt tussen de activiteiten van de benthische fauna en de bacteriën, terwijl het toch twee kompartimenten zijn met een totaal verschillende functie, zoals blijkt uit het trofische web dat naar de demersale vissen leidt (de waarde van het gebruik van antibiotica blijft controversieel);

- het feit dat deze methode niet toelaat de regeneratie van nutriënten kwalitatief te bepalen, zoals bv. het deel stikstof te onderscheiden dat geregenereerd wordt onder de vorm van ammonium of nitraten. Deze twee vormen hebben echter een totaal verschillend belang voor de primaire produktie. We hebben hier dus een totaal andere methode toegepast om de fluxen der stoffen, gebonden aan de verschillende microbiologische activiteiten in de sedimenten, te bepalen : ze bestaat uit de analyse der vertikale profielen van de concentraties der nutriënten in het interstitiële water, ogenblikkelijk gekoppeld aan de typische microbiologische activiteiten. We hebben ons hierbij moeten beperken tot de studie van de recyclage van de stikstofelementen (ammonium en nitraten).

1.2. Wiskundige analyse der vertikale profielen van de concentraties der opgeloste nutriënten

De vertikale verspreiding van de concentraties der opgeloste nutriënten in het interstitieel water is het resultaat van de diffusie en dispersie én van de microbiologische activiteiten in de sedimenten.

De analyse van deze vertikale verspreiding (statische gegevens) laat toe de intensiteit van de betrokken fluxen (dynamische grootheden) te evalueren indien ten minste één dynamische grootheid bekend is. Deze laatste kan bestaan uit de direkte meting van een bijzondere bakteriële activiteit of in de schatting van de transfert snelheid.

Volgens de benadering van Berner (1971, 1974) kan het gedrag van een scheikundig element, opgelost in het interstitieel water, beschreven worden door de volgende diagenetische vergelijking :

$$(1) \quad \frac{dC}{dt} = D \frac{d^2C}{dz^2} - \omega \frac{dC}{dz} + r(Z) .$$

Hier is Z de diepte, C de concentratie der beschouwde stof, ω de snelheid der sedimenten, $r(Z)$ de produktiesnelheid van een microbiologische of scheikundig gebeuren. D is een transfertcoëfficiënt.

De vergelijking en der experimentele profielen van de concentraties van ammonium en van nitraten met de aktiviteitsmetingen der ammonifikatie en nitrifikatie tonen aan dat in de meeste gevallen de *turnover* tijd van de opgeloste stikstof in het interstitieel water van de bovenste 20 cm sedimenten maximaal enkele dagen bedraagt.

De variatieterm van de concentraties, in vergelijking met de andere termen van de vergelijking (1) is te verwaarlozen en men kan dus de profielen, bekomen in de bovenste 20 centimeter als stationair beschouwen. Dit is in detail aangetoond voor de nitraatprofielen door Vanderborght en Billen (1975). In het grootst aantal gevallen is de sedimentatiesnelheid zo klein [van een grootte-orde van maximaal 1 cm/jaar in de Noordzee volgens MacCave (1973)] zodat de tweede term van de vergelijking (1), die het resultaat van de sedimentatie uitdrukt, te verwaarlozen is in vergelijking met de twee andere, die de dispersie en de biologische aktiviteit uitdrukken. De diagenetische aktiviteit wordt dan

$$(2) \quad D \frac{d^2C}{dz^2} + r(Z) = 0 .$$

De overeenkomst van de oplossing $C - C(z)$ met het experimenteel bekomen profiel laat toe een van de twee parameters D of $r(z)$ te bepalen als de andere bekend is. De kennis van deze parameters laat vervolgens toe de flux te bepalen van de biologische aktiviteit

$$\int_0^\infty r(z) dz$$

en de transfert naar het bovenliggende water ($D \frac{dC}{dz} \Big|_{z=0}$).

De toepassing van deze methodologie voor enkele typische gevallen voor de sedimenten der Noordzee is in detail uiteengezet in volume 4, hoofdstuk IV.

1.3.- Transfert van opgeloste voedingsstoffen in het interstitieel water

De coëfficiënt D , in de vergelijkingen (1) en (2) stellen een transfert-coëfficiënt voor die karakteristiek is voor het sediment en de hydrodynamische omstandigheden waaraan ze onderworpen zijn, zodanig dat de flux F , doorheen een horizontale laag met een diepte Z' , gegeven wordt door

$$F = - D \left(\frac{dC}{dz} \right)_{Z'}$$

De moleculaire diffusie bepaalt een minimale waarde voor deze coëfficiënt ($1 \text{ tot } 5 \times 10^{-6} \text{ cm}^2/\text{s}$). In de oppervlaktelagen is er echter interactie met een aantal hydrodynamische en biologische fenomenen, 't zij in het interstitieel water, 't zij met de gesedimenteerde partikels zelf (bioturbatie, percolatie en terug in suspensie brengen der deeltjes) die de massa transferten sterk versnellen.

Experimentele studies hebben vastgesteld dat de druk der golfbeweging percolaties veroorzaken van het water in de interstitiële ruimten [Webb en Theodor (1968), (1972); Steele *et al.* (1970)]. Ook theoretisch is dit aangetoond [Reid en Kojiwra (1957); Reidl *et al.* (1972)]. In bepaalde zandsedimenten dringen deze bewegingen minstens 20 cm diep door [Steele *et al.* (1970)]. Het gevolg is dat men transfert-coëfficiënten kan verkrijgen die één à twee grootte-orders de moleculaire diffusie kunnen overtreffen.

In fijn slib, weinig doorlaatbaar en een belangrijke kohesie bezittende, dringen deze waterbewegingen minder diep door.

Tevens wordt een belangrijke porositeit en een zekere turbulentie onderhouden in de bovenste centimeters der sedimenten door de *shear stress* aan de grenslaag water-sediment.

Het uitzicht van de profielen der concentraties en de profielen der porositeit suggeren ons om deze sedimenten te beschouwen als samengesteld uit twee lagen, ieder met hun eigen transfert-coëfficiënt.

Het profiel van het opgelost silicium heeft toegelaten de waarde van deze twee transfert-coëfficiënten te bepalen [Vanderborgh *et al.* (1976a)].

$$D_1 = 10^{-4} \text{ cm}^2/\text{s}$$

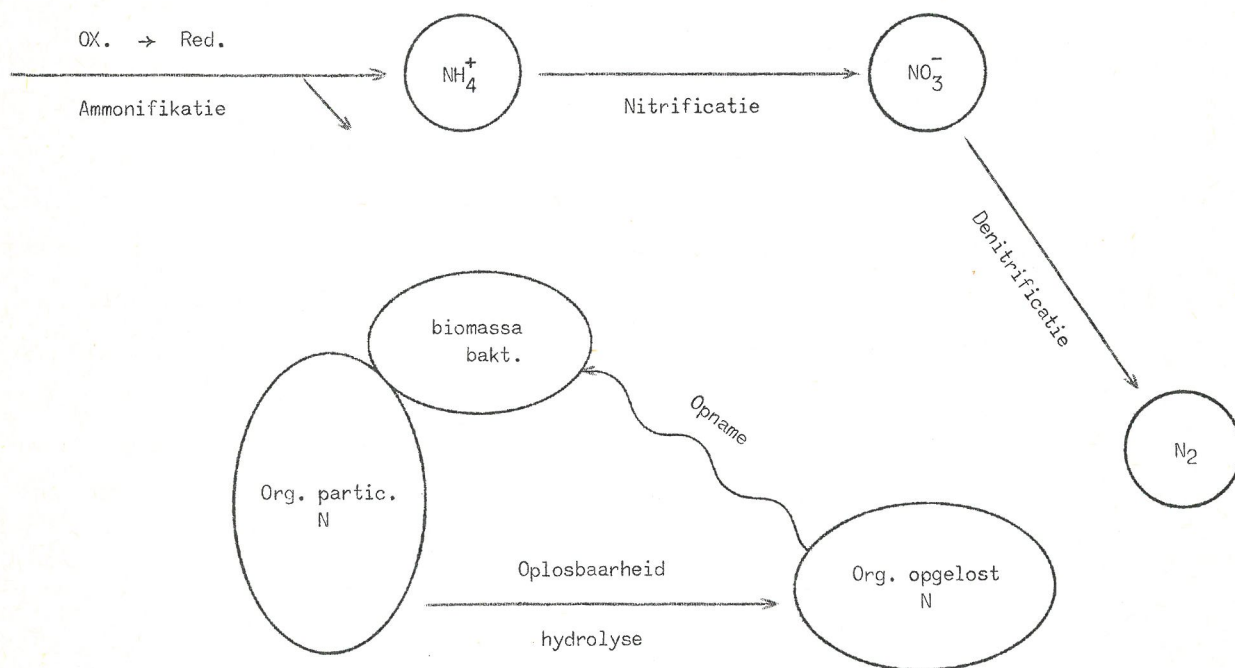
in de bovenste 35 cm ,

$$D_2 = 10^{-6} \text{ cm}^2/\text{s}$$

in de dieperliggende lagen.

2.- Direkte meting van de microbiologische activiteit

De verschillende microbiologische processen die de afbraak van organisch materiaal tot nutriënten als gevolg hebben kunnen, voor wat betreft de organische stikstofverbindingen, door het volgende schema voorgesteld worden :



Voor de interpretatie van de verticale profielen van de concentratie in ammoniak en in nitraten, aanwezig in het interstitieel water, volstaat het de snelheid te meten van de ammonifikatie, de nitrifikatie en de denitrifikatie in de sedimenten.

Dit houdt echter niet noodzakelijk in dat een van deze drie activiteiten limiterend zou zijn voor de degradatie van het organisch materiaal in de sedimenten.

2.1.- Ammonifikatie

De snelheid van de ammonifikatie én een staal sediment kan op een direkte wijze gemeten worden door de verhoging van de concentratie ammonium te meten in het interstitieel water van een vers verzameld staal, dat gedurende enkele uren van de *in situ*-temperatuur geïncubeerd wordt in aanwezigheid van een nitrifikatie-inhibitor.

Enkele waarden, op deze wijze bekomen, zijn weergegeven in tabel 1 om de grootte orde weer te geven van dit proces in de sedimenten der Noordzee.

Tabel 1

Station	Datum	Temperatuur (°C)	Ammonifikatie ($\mu\text{mole/cm}^3 \text{ sed.s}$)
M14	11-12-1975	9,5	$2,5 \cdot 10^{-6}$
M11	12-12-1975	8	$1,7 \cdot 10^{-6}$

Er zijn weinig informaties beschikbaar in verband met de ammonifikatie in functie van de diepte in de sedimenten. Totaaltellingen der heterotrofe bacteriën en het uitzicht van de kurven die de concentraties van ammonium weergeven, doen echter veronderstellen dat deze activiteiten in de eerste 20 cm sterk afnemen.

2.2.- Nitrifikatie

Verschillende methoden zijn gebruikt geworden om de nitrifikatie snelheid in de sedimenten der Noordzee te meten.

De eerste methode bestaat erin door de verhoging te meten van de concentratie aan nitraat in het interstitieel water van een vers genomen staal, geïncubeerd bij de *in situ* temperatuur. Het gebruik van een getuige, waarbij de nitrifikatie geïnhibeerd wordt door 5 ppm Nserve [Goring (1962)] laat toe de zekerheid te hebben dat de gemeten toename wel degelijk te wijten is aan de nitrifikatie.

Deze methode is echter omslachtig en weinig nauwkeurig. Ze vereist daarenboven een belangrijke hoeveelheid sediment (ongeveer 200 cc), zodat het onmogelijk is metingen uit te voeren op een juist omschreven diepte.

Een tweede methode, speciaal uitgewerkt voor dit onderzoek, bestaat erin om het verschil te meten van de incorporatie van gemerkt bicarbonaat in aanwezigheid en afwezigheid van 5 ppm Nserve per staal (5 cm^3) sediment, vers genomen en enkele uren geïncubeerd bij *in situ* temperatuur [Billen (1976)].

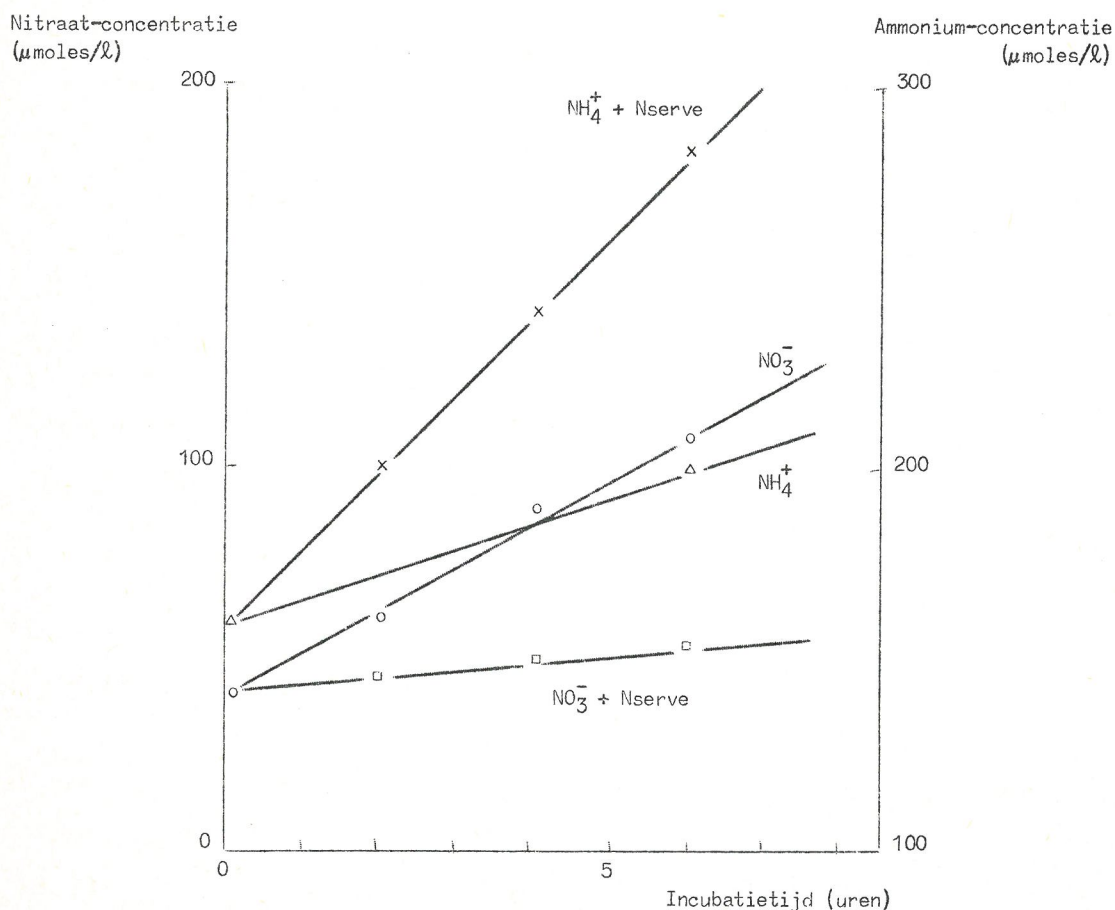


fig. 2.

Evolutie van de nitraat en ammonium concentratie in het interstitieel water in een sedimentstaal geïncubeerd bij $9,5^\circ \text{C}$ met en zonder nitrificatie-inhibitor (M14, 11-12-1975).

Aangezien de belangrijkste nitrifikatie te wijten is aan de activiteit van autotrofe bacteriën, is het duidelijk dat de hoeveelheid geïncorporeerd bicarbonaat, gecorrigeerd voor de aan andere processen te wijten incorporatie dank zij de getuige die met Nserve specifiek geïnhibeerd is, een relatieve maat geeft van de activiteit der nitrificerende bacteriën.

Een absolute maat van de snelheid der nitrifikatie kan bekomen worden in de mate dat bij de natuurlijke populaties van nitrificerende bacteriën een konstante verhouding bestaat tussen de snelheid van opname van het bicarbonaat en het oxyderen der stikstof.

Zoals Gundersen (1968) al heeft doen opmerken, is de fysiologische betekenis van deze verhouding gebonden aan de spreiding van de reductiemogelijkheden veroorzaakt door de oxydatie van het anorganisch substraat, te wijten aan de reductie van CO_2 in de Calvin-Benson cyclus aan de ene kant en aan de reductie van zuurstof, in een elektronentransfert ATP vormend, aan de andere kant.

Uit de literatuur handelend over de oorzaken die deze spreiding beïnvloeden, schijnt men te mogen afleiden dat de incorporatie van koolstof en de oxydatie van ammonium in natuurlijke omstandigheden met elkaar gekoppeld zijn met een konstante faktor, alhoewel ze in extreme laboratorium-omstandigheden ontkoppeld kunnen zijn.

Deze konstante wordt op ongeveer 10 moleculen geoxydeerde ammonium in NO_2^- geschat per molecule gefixeerde CO_2 voor de nitraat bacteriën, op 50 moleculen geoxydeerde NO_2^- tot NO_3^- per molecule gefixeerde CO_2 door nitriet bacteriën.

Een in evenwicht zijnde populatie van nitrificerende bacteriën van deze twee types geeft dus $\frac{50}{6} = 8,3$ molecules ammonium tot nitraat per gefixeerde CO_2 molecule.

Het meten van de gefixeerde ^{14}C gebeurt volgens een methode die de bacteriën van hun vast substraat isoleert door selectieve centrifugatie en filtratie, 't zij door de methode beschreven door Smith *et al.* (1972) waar het rendement duidelijk beter is.

De met deze twee methoden bekomen resultaten op verschillende types van sedimenten in de Noordzee is hernomen in tabel 2.

Tabel 2

Station	Datum	Temperatuur (°C)	Nitrificatie (10^{-6} $\mu\text{moles/cm}^3 \cdot \text{s}$)	Methode
M01	15-03-74	-	5,5	Billen (1976)
	16-06-74	-	2,4	Billen (1976)
	11-08-75	19,5	2,7	Billen (1976)
			2,08	Verschijsnings-cinetiek NO_3^-
	10-12-75	7,5	2,45 - 0,65	Billen (1976) Smith et al. (1972)
M1149	12-03-74	-	1,6 - 0,8	Billen (1976)
	13-08-75	19,5	6,2	Billen (1976)
			2,1	Verschijsnings-cinetiek NO_3^-
M11	10-06-74	-	2,9	Billen (1976)
	22-04-75	9	3,6	Verschijsnings-cinetiek NO_3^-
	12-12-75	8	0,7	Verschijsnings-cinetiek NO_3^-
			1,0	Billen (1976)
				Smith et al. (1972)
M06	10-06-74	-	0,49 - 0,98	Billen (1976)
	9-12-75	7,5	1,0	Billen (1976) Smith et al. (1972)
M1230	23-04-75	12	4,3	Verschijsnings-cinetiek NO_3^-
M14	11-12-75	9,5	1,2	Verschijsnings-cinetiek NO_3^-
			2,1	Smith et al. (1972)
M1323	9-12-75	7,5	0,26	Billen (1976) Smith et al. (1972)
	13-06-74	14,5	0,7 - 0,15	Billen (1976)
M13	11-12-75	10	1,16	Billen (1976) Smith et al. (1972)

Hieruit blijkt dat de nitrifikatiesnelheid in de bovenste lagen der sedimenten gelegen is in de grootte-orde van 0,2 tot 5×10^{-6} $\mu\text{moles N/cm}^3 \text{ sed.s}$.

De autotrofe nitrificerende bacteriën gebruiken de oxydatie van ammonium als energiebron. Dit sluit in dat hun metabolisme slechts

mogelijk is bij redox omstandigheden waar het ammonium thermodynamisch stabiel is ten opzichte van de nitrieten en nitraten.

Een studie over de nitrifikatie in het Schelde estuarium heeft aangetoond dat het mogelijk is om empirisch een limiet te bepalen, uitgedrukt in redox-potentieel, waaronder geen nitrifikatie plaatsgrijpt [Billen (1975a)].

Deze limiet bevindt zich rond 210 mV bij een pH 7,5 als de Eh gemeten wordt met een platina-electrode.

Zobell (1935) vermeldt dat in zuivere kulturen van nitrificerende bacteriën, geïsoleerd uit mariene sedimenten, nitrieten slechts verschijnen bij een Eh van ongeveer 250 tot 300 mV bij een pH 8.

Het schijnt dus vast te staan dat de nitrifikatie slechts kan plaatsgrijpen in deze sedimentlagen waar de Eh hoger is dan 200-250 mV.

In deze sedimenten, die relatief rijk zijn aan organisch materiaal en waar een heterotrofe activiteit heerst die hoger is dan de mogelijkheid tot oxygenisatie, daalt de redox potentieel zeer snel met de diepte waardoor de nitrifikatie beperkt blijft tot de oppervlakte lagen van het sediment.

2.3.- Denitrifikatie

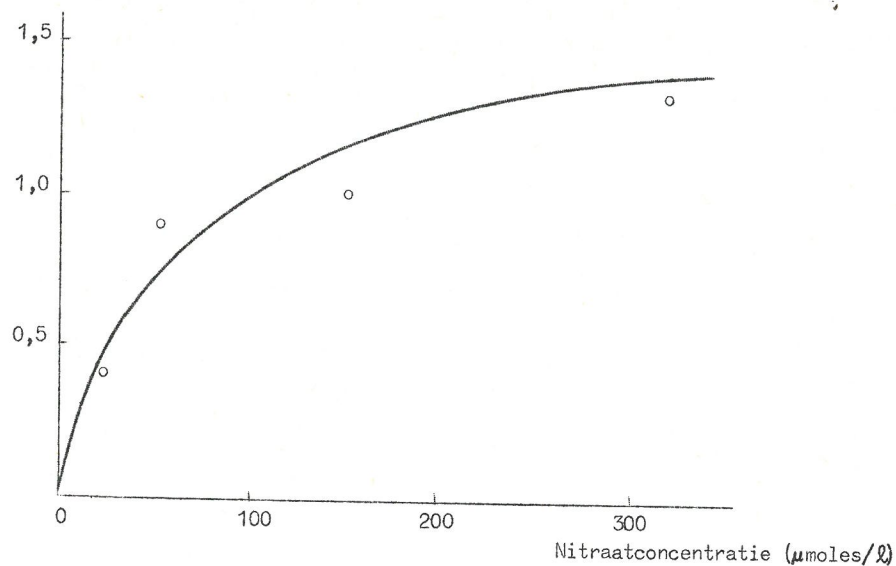
De denitrifikatie snelheid kan gemeten worden op vers genomen sedimenten waarbij men de vermindering van toegevoegde nitraten in het interstitieel water volgt, waarbij de Eh van het milieu zo weinig mogelijk mag beïnvloed worden door de toevoeging.

De resultaten tonen aan dat de denitrificerende activiteit ten opzichte van de concentratie aan nitraat een Michaelis-Menten wet volgt (fig. 3).

De km kan geschat worden op 50 $\mu\text{moles/l}$. De maximale snelheid (V_{max}) die op de bovenste sedimenten is waargenomen varieert volgens het type sediment en de temperatuur tussen 0 en $1,3 \times 10^{-5} \mu\text{moles N/cm}^3 \cdot \text{s}$.

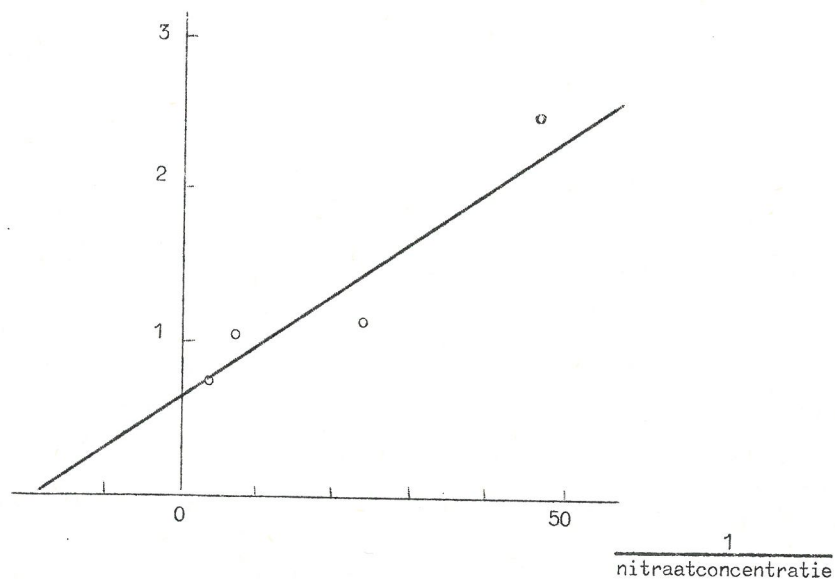
Denitrifikatie wordt geïnhibeerd door de aanwezigheid van zuurstof [Wheatland *et al.* (1959), Brown *et al.* (1974)] en meer in het

Denitrifikatie
(10^{-5} $\mu\text{moles/cm}^3 \cdot \text{s}$)



a.- Rechtstreekse coördinaten

$\frac{1}{\text{denitrifikatiesnelheid}}$



b.- Onrechtstreekse coördinaten

fig. 3.

Denitrifikatiesnelheid in functie van de nitraat-concentratie
(M1149, 5-6-1975)

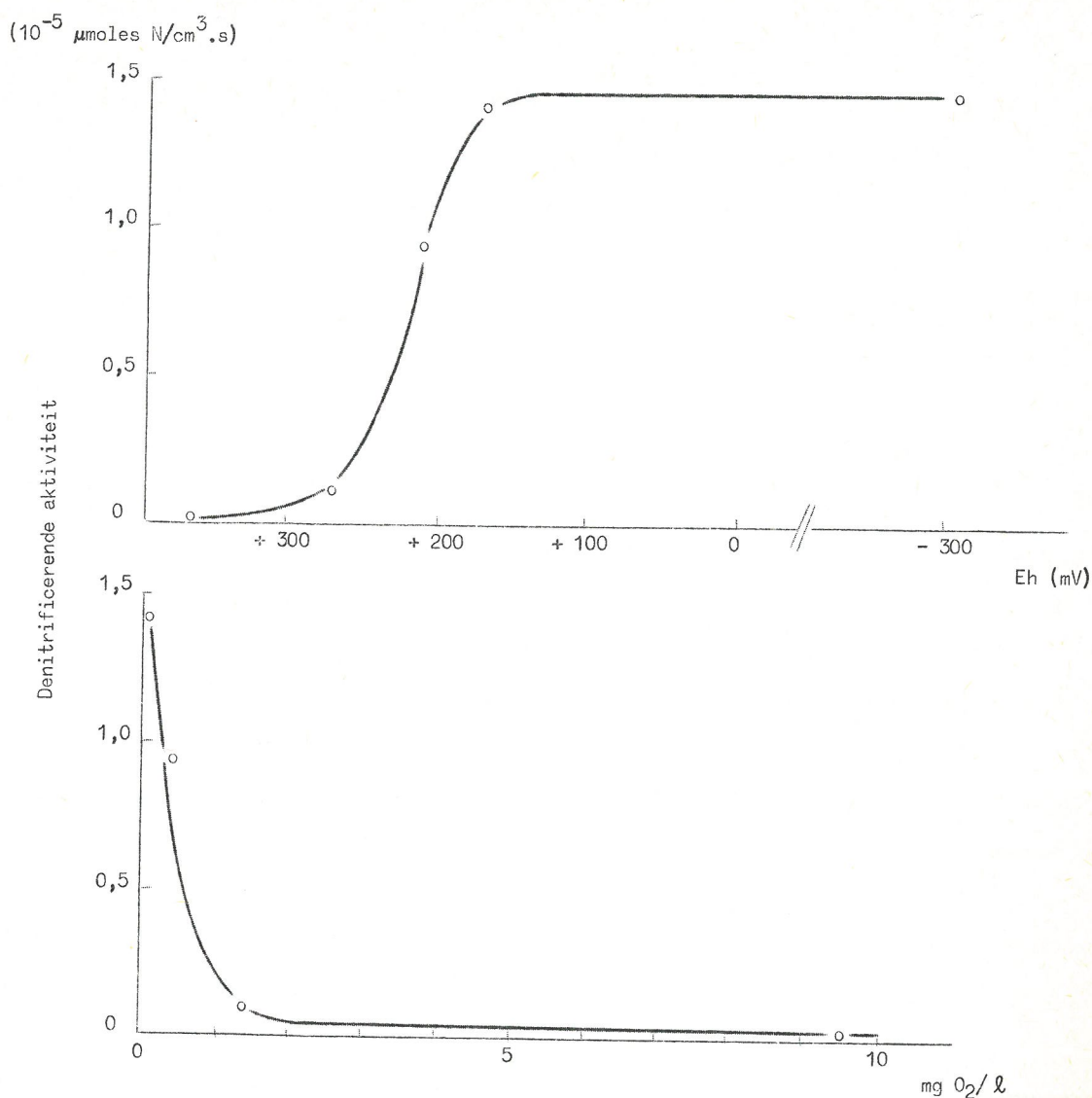


fig. 4.

Effekt van zuurstof en redox potentieel op denitrificerende aktiviteit van een sedimentsuspensie

algemeen door een redox potentiaal dat hoger is dan 210 mV (pH 7,5) (fig. 4).

De denitrifikatie gebeurt dus vanaf een bepaalde diepte en in sedimenten die rijk genoeg zijn aan organisch materiaal opdat de reducerende mogelijkheden er kunnen voorkomen.

In deze sedimenten volgt de denitrifikatie de nitrifikatie op in de diepte, maar de twee processen grijpen niet gelijktijdig plaats.

3.- Schatting van de hercyclering van het organisch materiaal in de sedimenten van de zuidelijke bocht der Noordzee

De hierboven beschreven methoden zijn toegepast voor de verschillende typen van sedimenten in de zuidelijke bocht van de Noordzee. Een globale schatting van de benthische recyclage van het organisch materiaal kan er uit afgeleid worden.

3.1.- Sedimenten bestaande uit zand

We bezitten een aantal experimentele profielen van ammonium in functie van de diepte voor een aantal stations die voor de belgische kust gelegen zijn en waarvan de sedimenten uit zand bestaan. Ook hebben we hier de profielen der nitraten en een maat van de nitrifikatie in de oppervlakkige sedimenten.

Deze laatste gegevens laten ons toe de transfert-coëfficiënt te bepalen. Dit gekend zijnde, laat het ammonium profiel ons toe de snelheid der ammonifikatie te berekenen.

Enkele voorbeelden van simulatie der verticale profielen van de concentraties van NH_4^+ en NO_3^- zijn weergegeven in de fig. 5 en 6.

Tabel 3

Station	Datum	Verlies bij 550 °C (%)	Ammonifikatie ($10^{-6} \mu\text{moles/cm}^2 \cdot \text{s}$)	Nitrifikatie ($10^{-6} \mu\text{moles/cm}^2 \cdot \text{s}$)	Denitrifikatie ($10^{-6} \mu\text{moles/cm}^2 \cdot \text{s}$)	Transfert-coëfficiënt ($10^{-5} \text{ cm}^2/\text{s}$)
M14	11-12-75	-	7,5	3,6	0	8,3
	22-04-75	0,5	2,3	0,6	0	10
M13	11-12-75	0,8	6,0	3,0	0,25	10
M1323	9-12-75	0,7	2,2	1,5	0,2	7
	13-06-74	0,75	1,8	1,5	0,2	8,5
M06	10-06-74	2,1	4,0	3,5	1,1	8,5
	9-12-74	1,2	4,4	3,0	0,5	7
M01	12-06-74	3,0	7,5	4,8	1,1	5
	10-12-75	2,5	8,8	5,0	1,4	12
	11-08-75	2,8	13,5	6,0	1,6	12
M11	10-06-74	1,1	5,4	4,35	0,35	8

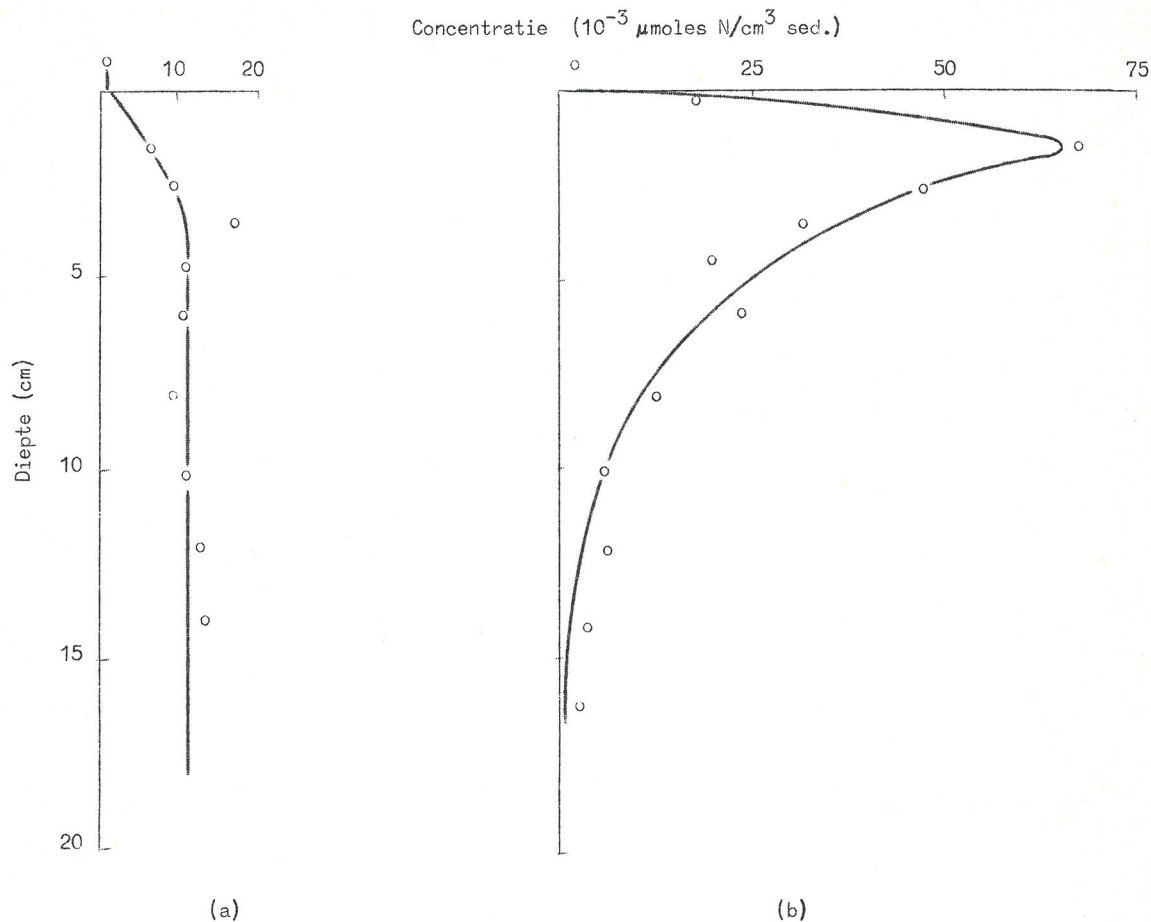


fig. 5.

Typische nitraatconcentratieprofielen in het interstitieel water van zandsedimenten uit de Noordzee en hun mathematische simulatie.

(a) M14, 22-4-75
 $N = 0,15 \cdot 10^{-6} \mu\text{moles N/cm}^3 \cdot \text{s}$
 $z_n = 5 \text{ cm}$
 $D = 10^{-4} \text{ cm}^2/\text{s}$

(b) M01, 12-6-74
 $N = 2,4 \cdot 10^{-6} \mu\text{moles N/cm}^3 \cdot \text{s}$
 $z_n = 2 \text{ cm}$
 $D = 5 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2/\text{s}$
 $k_d = 0,4 \cdot 10^{-5} \text{ s}^{-1}$

N stelt de nitrifikatie voor, experimenteel gemeten en als konstant verondersteld voor de diepte z_n .
 D is de transfertcoëfficiënt.
 k_d is de kinetische konstante der denitrifikatie, in vergelijking met de concentratie aan nitraten verondersteld van de eerste orde te zijn.

Op bepaalde stations is verschillende malen verzameld geworden gedurende een jaarcyclus. Jammer genoeg is er geen seizoenvariatie kunnen vastgesteld worden in de microbiologische aktiviteit : dit is te wijten aan de sterke heterogeniteit van de bodem en de moeilijkheden voor een zeer preciese plaatsbepaling voor de *sampling*.

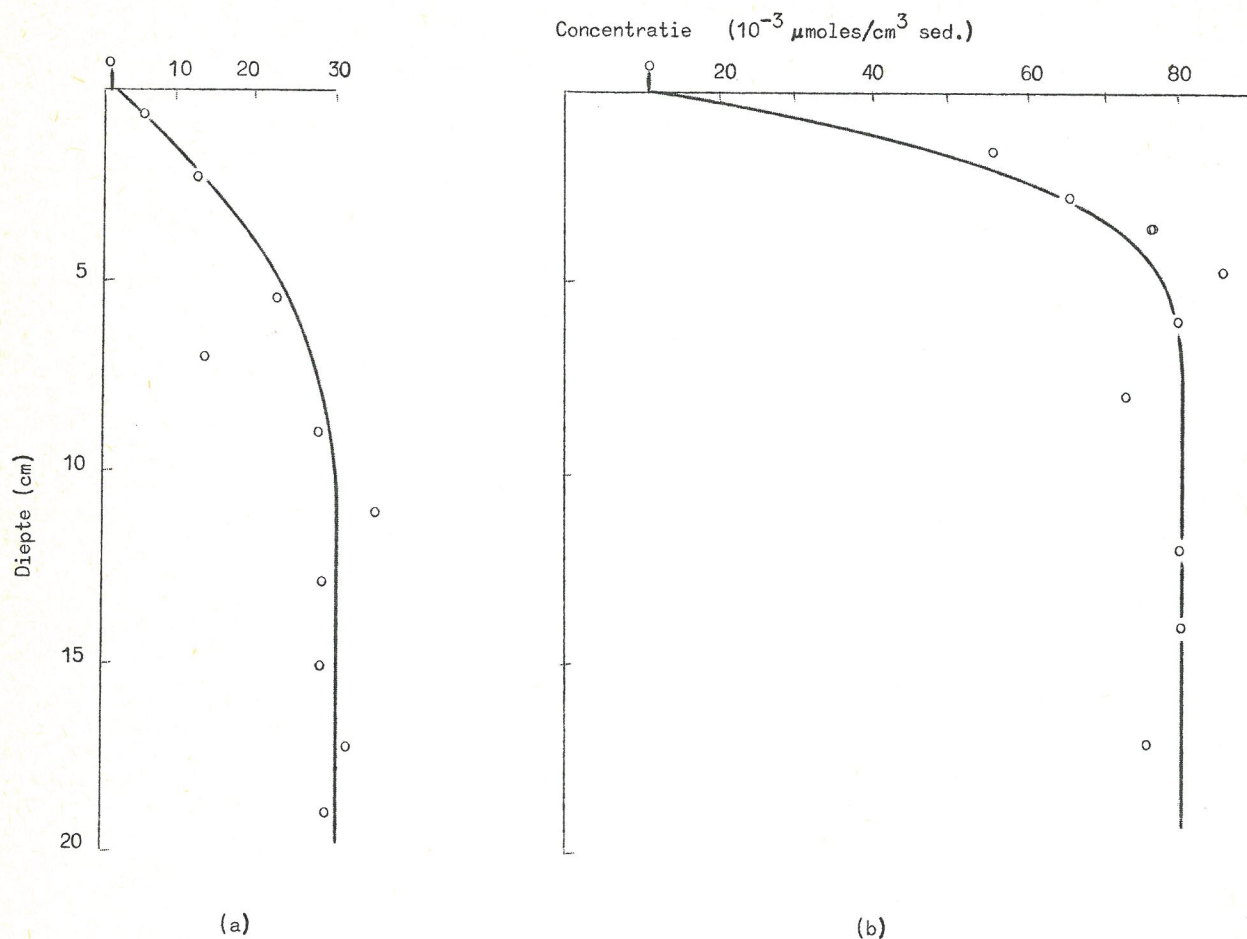


fig. 6.

Typische ammoniumconcentratieprofielen in het interstitieel water van zandsedimenten van de Noordzee en hun mathematische simulatie.

(a) M06, 10-6-74

$$A = 0,05 \cdot 10^{-6} \mu\text{moles N/cm}^3 \cdot \text{s}$$

$$z_a = 10 \text{ cm}$$

$$D = 8,5 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2/\text{s}$$

(b) M01, 10-12-75

$$A = 0,76 \cdot 10^{-6} \mu\text{moles N/cm}^3 \cdot \text{s}$$

$$z_a = 5 \text{ cm}$$

$$D = 12 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2/\text{s}$$

waar A : netto ammonium productie, verondersteld konstant te zijn op een diepte z_a
D : transfertcoëfficiënt.

Het schijnt echter zeker dat de amplitude tussen zomer en winter niet met een faktor 1,5 à 2 verschilt.

3.2.- Sedimenten bestaande uit slib

Een zone met geaccumuleerd slijk strekt zich uit vanaf de Scheldemonding voor de Belgische kust (fig. 1) en komt overeen met een zone van zwakkere residuele stroming [Nihoul (1975)].

We hebben gezien dat de sedimenten van deze zone beschouwd kunnen worden als bestaande uit twee lagen, elk gekenmerkt door een eigen transfert-coëfficiënt. Deze twee lagen zijn ieder totaal verschillend voor wat betreft de microbiologische activiteiten die er zich afspelen, aangezien de beschikbare hoeveelheden oxydanten, limiterende faktor voor de biologische activiteiten in de sedimenten die rijk zijn aan organische stoffen, sterk beïnvloed wordt door de eigenschappen der massa-transferten : de bovenste laag blijft aeroob en er grijpt nitrifikatie plaats; de diepere laag wordt gekenmerkt door de sulfaat-reduktie en de denitrifikatie.

De stoëchiometrische en cinetische hypothesen, uitgewerkt voor het model, zijn in detail besproken door Vanderborght *et al.* (1976b), waar ook de vergelijkingen zijn opgelost. De berekende profielen van de concentraties aan sulfaten, nitraten en ammonium zijn weergegeven in fig. 7. De hieruit af te leiden fluxen zijn weergegeven in tabel 4. Deze gegevens zijn afkomstig van een staalname in maart 1974.

Over de endogene of exogene oorsprong van het gedegradeerde organisch materiaal in deze sedimenten moet het volgende opgemerkt worden : De juiste ligging van de zone met geaccumuleerd slijk voor de Belgische kust (fig. 1) en de kennis van de residuele stroming in dit deel van de Noordzee [Nihoul (1975)] tonen aan dat de aanvoer door de Schelde voor het grootste deel verantwoordelijk is voor deze slib-akkumulatie.

Het afvoeren in zee van suspensiemateriaal door het Schelde-estuarium kan geschat worden op ongeveer $0,4 - 0,5 \times 10^6$ t/jaar [Wollast (1971), McCave (1973)]. De totale oppervlakte van de akkumulatiezone bedraagt ongeveer 400 km^2 .

Als men een porositeit van 60 % en een densiteit van 2,3 aanvaardt voor het vast materiaal waaruit het is samengesteld, dan komt men tot een gemiddelde slib-akkumulatie van 0,5 tot 0,7 cm/jaar ,

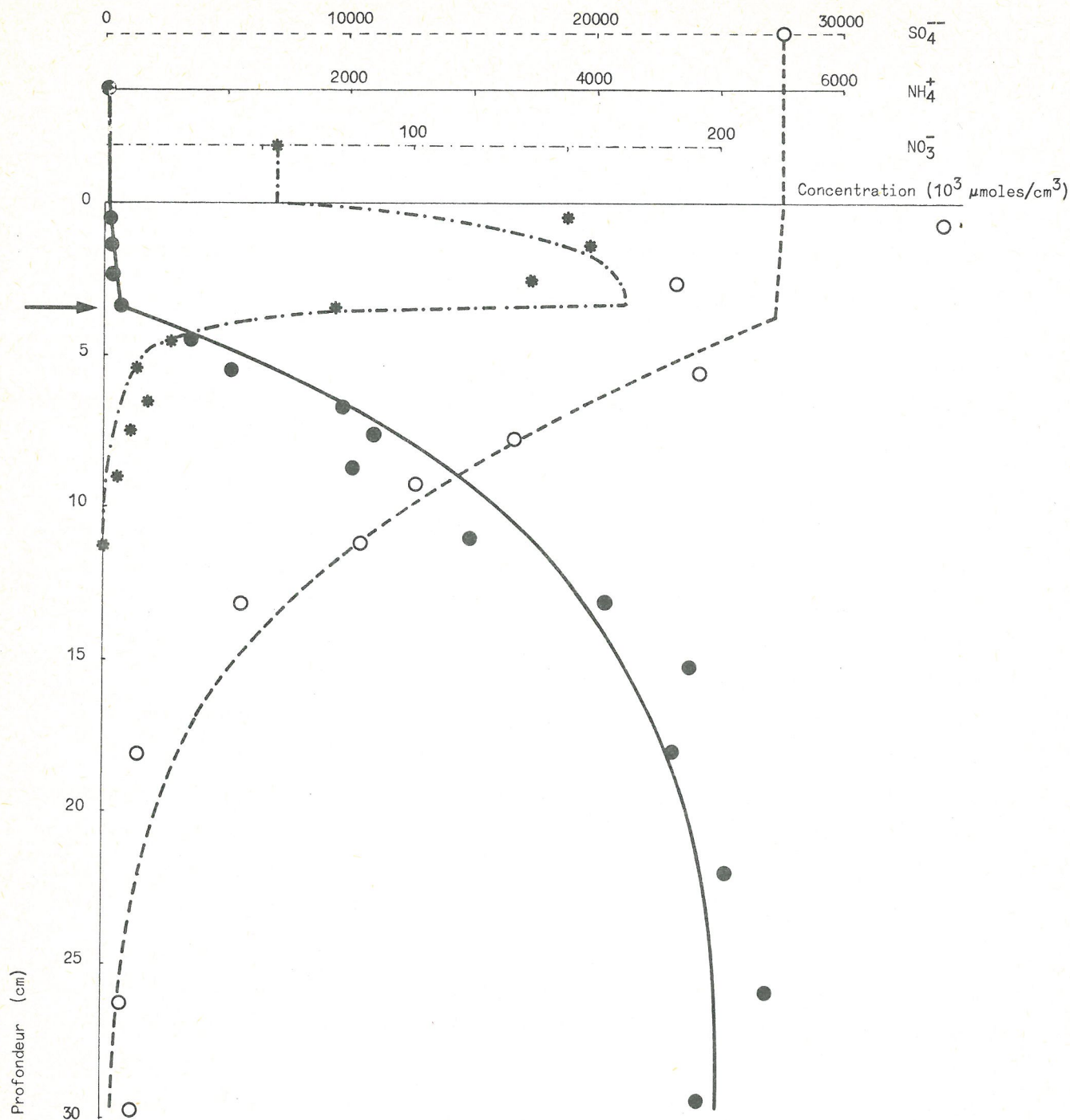


fig. 7.

Sulfaat, ammonium en nitraatconcentratieprofiel in het interstitieel water van de slijksedimenten in de Noordzee en hun mathematische simulatie volgens het model van Vanderborgh et al. (1976).

Waarde van de parameters

$$\begin{aligned}
 &0 < z < 3,5 \text{ cm} \\
 &D_1 = 10^{-4} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1} \\
 &k_{\text{NH}_4^+} = 2 \cdot 10^{-6} \mu\text{moles} \cdot \text{cm}^{-3} \cdot \text{s}^{-1} \\
 &k_{\text{NO}_3^-} = 1,5 \cdot 10^{-6} \mu\text{moles} \cdot \text{cm}^{-3} \cdot \text{s}^{-1}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &z > 3,5 \text{ cm} \\
 &D_2 = 10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1} \\
 &k_{\text{SO}_4^{--}} = 2,5 \cdot 10^{-8} \text{ s}^{-1} \\
 &k'_{\text{NO}_3^-} = 5 \cdot 10^{-6} \text{ s}^{-1}
 \end{aligned}$$

Tabel 4

Station	Datum	Verlies bij 550 °C (%)	Laag (cm)	Ammonifikatie (10 ⁻⁶ μmoles/cm ² .s)	Nitrifikatie (10 ⁻⁶ μmoles/cm ² .s)	Denitrifikatie (10 ⁻⁶ μmoles/cm ² .s)	Transfertoëfficiënt (10 ⁻⁵ cm ² /s)
M1149	12-3-74	6,4	0-3,5	6,9	5,2	0	10
			3,5- ∞	0,8	0	2,4	0,1
			Totaal	7,7	5,2	2,4	

Stalen genomen in april en juni 1975 vertonen echter geen significatieve verschillen die verklaard zouden worden door seizoenvariatiës der microbiologische aktiviteit.

wat overeenkomt met de schattingen van Bertine (1972) [aangehaald door McCave (1973)] en bepaald met de methode Lood 210 (0,4 tot 0,6 cm/jaar).

Als men als maximaal gehalte aan organische stof 10 % beschouwd in het in suspensie zijnde materiaal afkomstig van de Schelde [Wollast (1975)], kan men het langs deze weg aangevoerde organisch materiaal schatten op maximum 50 - 62 g C/m².jaar .

Onze schatting van de microbiologische aktiviteit in dit slijk komt overeen met 270 g C/m².jaar . Hieruit blijkt dus dat slechts maximum $\frac{1}{5}$ van het gedegradéerd organisch materiaal in deze sedimenten, die nochtans het sterkste onder de invloed staan van de toevvoer van de kusten, afkomstig is van het estuari. De rest komt waarschijnlijk van het plankton.

3.3.- Schatting van de hercyclering in de 3 zones, behandeld door het wiskundig model

De resultaten der tabellen 3 en 4 zijn uitgedrukt in funktie van het gehalte aan organisch materiaal van de sedimenten (geschat volgens gewichtsverlies bij 550 °C) in figuur 8. Het valt op dat er een relatieve goede korrelatie bestaat tussen deze laatste parameter en de intensiteiten der verschillende microbiologische aktiviteiten, betrokken bij de hercyclering. Dit laat ons toe de horizontale verspreiding van gewichtsverlies bij 550 °C [Math. Modelsea (1973), figuur 1]

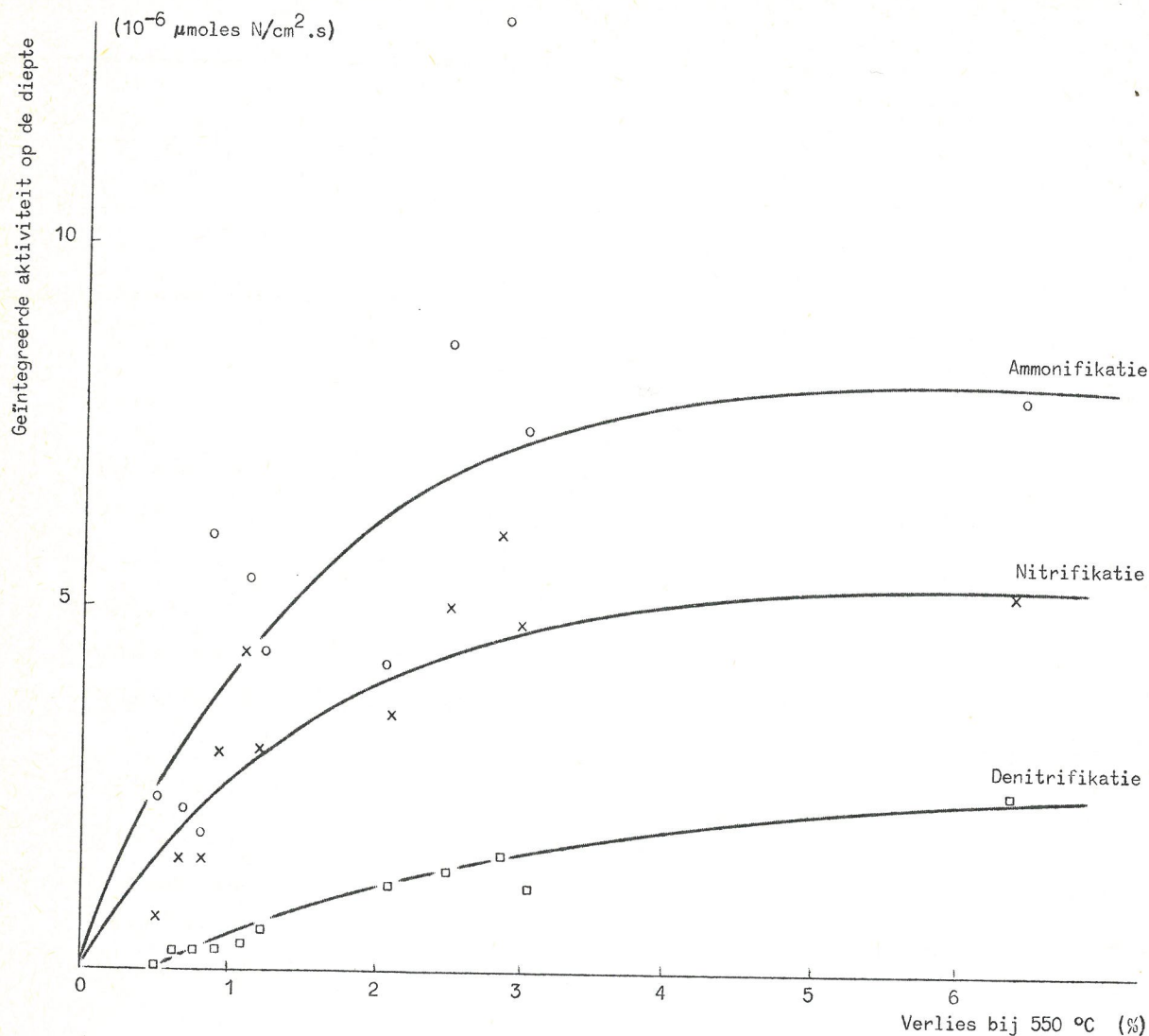


fig. 8.

Microbiologische activiteiten in de sedimenten
in functie van het gehalte aan organisch materiaal.

te gebruiken als basis voor de extrapolatie tot de zuidelijke bocht van de Noordzee, vertrekkende van de gegevens bekomen door onze *sampling*.

Het geheel der hypothesen en berekeningen die leiden tot deze extrapolatie zijn weergegeven in tabellen 5a en b. De bekomen waarden zijn te beschouwen als grootte-orden.

Tabel 5a

Aktiviteiten en gemiddelde flux per sedimenttype
(volgens de gegevens in figuur 8)

Verlies bij 550 °C (%)	Ammonifikatie	Nitrifikatie	Denitrifikatie	NH ₄ ⁺ Flux	NO ₃ ⁻ Flux
	(g N/m ² .jaar)				
0 - 1	8,8	5,3	0,88	3,5	4,4
1 - 2	21,0	14,5	3,5	6,4	11,0
> 2	35,3	22,9	8,8	12,4	14,1

Tabel 5b

Gemiddelde flux per zones

Zone	Verlies bij 550 °C (%)	% oppervlakte	NH ₄ ⁺ flux NO ₃ ⁻ flux (g N/m ² .jaar)	
1S	0 - 1	20	0,7	0,9
	1 - 2	20	1,3	2,2
	> 2	60	7,4	8,4
	Totaal	100	9,4	11,5
1N	0 - 1	50	1,7	2,2
	1 - 2	15	0,9	1,6
	> 2	35	4,3	4,9
	Totaal	100	6,9	8,7
2	0 - 1	80	2,8	3,5
	1 - 2	10	0,6	1,1
	> 2	10	1,2	1,4
	Totaal	100	4,6	6,0

Referenties

- BERNER, R.A., (1971). *Principles of chemical sedimentology*, McGraw Hill N.Y.
- BERNER, R.A., (1974). *Kinetic models for the early diagenesis of N, S, P, Si in anoxic marine sediments*, in *The Sea*, ed. E.D. Goldberg, Vol. 5, *Marine Chemistry*, Interscience.
- BILLEN, G., (1975). Nitrification in the Scheldt Estuary (Belgium and the Netherlands), *Est. Coast Mar. Sci.*, 3, 79-89.
- BILLEN, G., (1976). Evaluation of nitrifying activity in marine sediments by dark ^{14}C bicarbonate incorporation, *Water Res.*, 10, 51-57.
- BROWN, C.M., MacDONALD-BROWN, D.S. and MEERS, J.L., (1974). Physiological aspects of microbial inorganic nitrogen metabolism, *Adv. in Microbiol. physiology*, 11, 1-52.
- GORING, C.A.I., (1962). Control of nitrification by 2-chloro-6-(Trichloromethyl) pyridine, *Soil Sci.*, 93, 211-218.
- GUNDERSEN, K., (1968). The formation and utilization of reducing power in aerobic chemoautotrophic bacteria, *Zeit. Allg. Mikrobiol.*, 8, 445-457.
- HARGRAVE, B.T., (1969). Similarity of oxygen uptake by Benthic communities, *Limnol. & Oceanogr.*, 14, 801-805.
- MacCAVE, I.N., (1973). *Mud in the North Sea*, in *North Sea Science*, M.I.T. Press Cambridge, 75-100.
- MATH MODELSEA (1974). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for the Exploration of the Sea, C:1.
- NIHOUL, J.C.J., (1975). Mesoscale secondary flows and the dynamics of ecosystems in the Southern Bight of the North Sea, *Mém. Soc. Roy. Sci. Liège*, 7, 83-91.
- PAMATMAT, M.M. and FENTON, D., (1968). An instrument for measuring subtidal benthic metabolism *in situ*, *Limnol & Oceanogr.*, 13, 537-540.
- REID, R.O. and KASIURA, K., (1957). On the damping of gravity waves over a permeable sea bed, *Trans. Am. Geophys. Un.*, 38, 662-666.
- RIEDL, R.J., HUANG, N. and MACHAN, R., (1972). The subtidal pump : a mechanism of interstitial water exchange by wave action, *Mar. Biol.*, 13, 210-221.

- STEELE, J.H., MUNRO, A.L.S. and GIESE, G.S., (1970). Environmental factors controlling the epipsammic flora on beach and sublittoral sands, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50, 907-918.
- VANDERBORGHT, J.P. and BILLEN, G., (1975). Vertical distribution of nitrate concentration in interstitial water of marine sediments with nitrification and denitrification, *Limnol. & Oceanogr.*, 20, 953-961.
- VANDERBORGHT, J.P., WOLLAST, R. and BILLEN, G., (1976). Kinetic models of diagenesis in disturbed sediments; I. Mass transfer properties and silica diagenesis; II. Nitrogen diagenesis, to be published in *Limnology & Oceanogr.*
- WHEATLAND, A.B., BARRETT, M.J. and BRUCE, A.M., (1969). Some observations on denitrification in rivers and estuaries, *J. Inst. Serv. Pur.*, 2, 449-459.
- WEBB, J.E. and THEODOR, J., (1968). Irrigation of submerged marine sands through wave action, *Nature*, 220, 682-683.
- WEBB, J.E. and THEODOR, J., (1972). Wave induced circulation in submerged sands, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 52, 903-914.
- WOLLAST, R., (1973). *Origine et mécanismes de l'envasement de l'estuaire de l'Escaut, Rapport de synthèse*, Recherche effectuée dans le cadre de l'étude de l'envasement de l'Escaut dirigée par le laboratoire de recherches hydraulique, Borgerhout, Ministère des Travaux Publics.
- ZOBEU, C., (1935). Oxidation-reduction potentials and the activity of marine nitrifiers, *J. Bact.*, 29, 78.

Hoofdstuk X

Kompartiment pelagische vissen

Volume 7 behandelt uitgebreid de visstand der demersale en pelagische vissen in het onderzochte gebied. Zowel de er voorkomende stocks als de visserijsterfte worden erin behandeld.

We trachten hier een, voor het door het programma onderzochte gebied, een eerste interactie te vinden met de andere trofische niveau's voor de pelagische soorten. De pelagische vissoorten hebben, volgens hun verschillende ontwikkelingsstadia, totaal verschillende voedselregimes : de jongste stadia kunnen zich voor een deel voeden met fytoplankton en met nauplii van Copepoda. De oudere stadia voeden zich o.a. met adulte Copepoda en Tunicata (Oikopleura). We trachten de kwantitatieve predatie van het compartiment uit te drukken langs verschillende benaderingen.

1.- Berekening uitgaande van het voedselregime

Müller (1968 en 1969) heeft vastgesteld dat jonge schollen 25 % van hun eigen lichaamsgewicht dagelijks tot zich nemen, maar dat deze hoeveelheid snel vermindert met het ouder worden.

Petersen (1918) schat de dagelijkse voedselhoeveelheid van een schol van 300 g versgewicht op 30 g versgewicht. We nemen aan dat een jong dier een dagelijkse hoeveelheid voedsel tot zich neemt, gelijk aan 20 % van zijn lichaamsgewicht en een adult van 10 % van zijn lichaamsgewicht.

Volgens de gegevens van De Clerck (zie vol. 7, Vissen, tabel 5) zijn er, in het door ons onderzochte gebied,

0,025 g C/m² gemiddeld jonge dieren
en 0,0625 g C/m² gemiddeld adulte dieren.

Dit zou een predatie tot gevolg hebben van

jonge dieren : 0,16 g C/m².jaar ,

adulten : 1,28 g C/m².jaar ,

totaal : 2,44 g C/m².jaar .

2.- Berekening uitgaande van de produktie der vissen

Schattingen over de kwantitatieve predatie der vissen zijn mogelijk als men de produktie der vissen kent en deze vergelijkt met de ingestie of met de produktie van het zooplankton [Cushing (1975)]. We beschikken helaas niet over de gegevens der produktie der vissen in het door ons onderzochte gebied.

Lassher (1970) heeft aangetoond dat de Sardien 18,5 % van zijn energie gebruikt voor zijn produktie gedurende zijn eerste levensjaar. De percentages vallen tot 9,8 ; 6,5 ; 3 ; 1,8 en 1 % gedurende de volgende jaren.

Met de gegevens der produktie zou het dus mogelijk geweest zijn predatie te berekenen.

3.- Berekening uitgaande van de ecologische efficiency

Deze term is bepaald als [Slobodkin (1960)]

$$E_1 = g_1 \frac{B}{g_2} C$$

waar C is het laagste voedselniveau, B is het hieropvolgend niveau, g_1 is de verhouding die getransfereerd wordt vanaf niveau B, g_2 is de verhouding die getransfereerd wordt vanaf niveau C. g_2 , B en C kennende, is het mogelijk g_1 terug te vinden. C is de netto produktie fytoplankton, B de produktie zooplankton, E_1 ligt tussen 0,55 en 0,25 [Cushing (1975)], g_2 (grazing) = 70, secundaire

produktie = 16 .

Indien $E_1 = 0,05$, $g_1 = 0,218$ of $3,5 \text{ g C/m}^2\text{.jaar}$, $E_1 = 0,25$,
 $g_1 = 1,093$ of $17,5 \text{ g C/m}^2\text{.jaar}$.

Indien $E_1 = 0,25$ zou de ganse produktie van het zooplankton naar het niveau der karnivoren gaan.

We kunnen dus besluiten dat, volgens deze gegevens, de predatie van de pelagische vissen op het zooplankton gelegen is tussen 2,5 en $17,5 \text{ g C/m}^2\text{.jaar}$.

Hoofdstuk XI

Jaarlijkse bilan over de funktie van het ecosysteem der Noordzee

1.- Koolstofecometabolisme

De voornaamste wegen waarlangs de transferten van het koolstof tussen de verschillende kompartimenten van het ecosysteem verlopen, zoals ze in detail bepaald en besproken zijn in de voorgaande paragrafen, zijn hernomen in de fig. 1a en b, respektievelijk voor de zones 1 S en 2¹.

Bij dit type van voorstelling worden de gemiddelde jaarlijkse waarden der biomassa's of de stocks van ieder kompartiment voorgesteld door een cirkel waarvan de grootte de belangrijkheid van deze biomassa of stock voorstelt.

De verschillende aktiviteiten waarbij deze kompartimenten betrokken zijn worden weergegeven door pijlen, waarvan de dikte eveneens het quantitatief belang van de massa transfert weergeeft. De uitwisseling van de stof met de buitenwereld wordt door onderbroken pijlen weergegeven; de uitwisselingen te wijten aan advektie en diffusie wegens de residuele stromingen, en waarvan de quantitatieve invloed zeer groot is in het beschouwde gebied, zijn niet weergegeven in fig. 1a en b.

Wat de plankton-kompartimenten betreft worden dus enkel deze transferten weergegeven die plaats vinden in de watermassa's gedurende hun verblijf in de zone.

1. Door het feit dat zone 1 N veel onregelmatiger bezocht is geworden dan de andere zones, is de dispersie van de waarden der gemeten parameters veel groter en de jaarlijkse gemiddelden van zekere parameters van jaar tot jaar variabel. Hieraan is het te wijten dat de resultaten van de zone 1 N geen aanleiding geven tot eenzelfde figuur en ook niet zo diepgaand besproken worden.

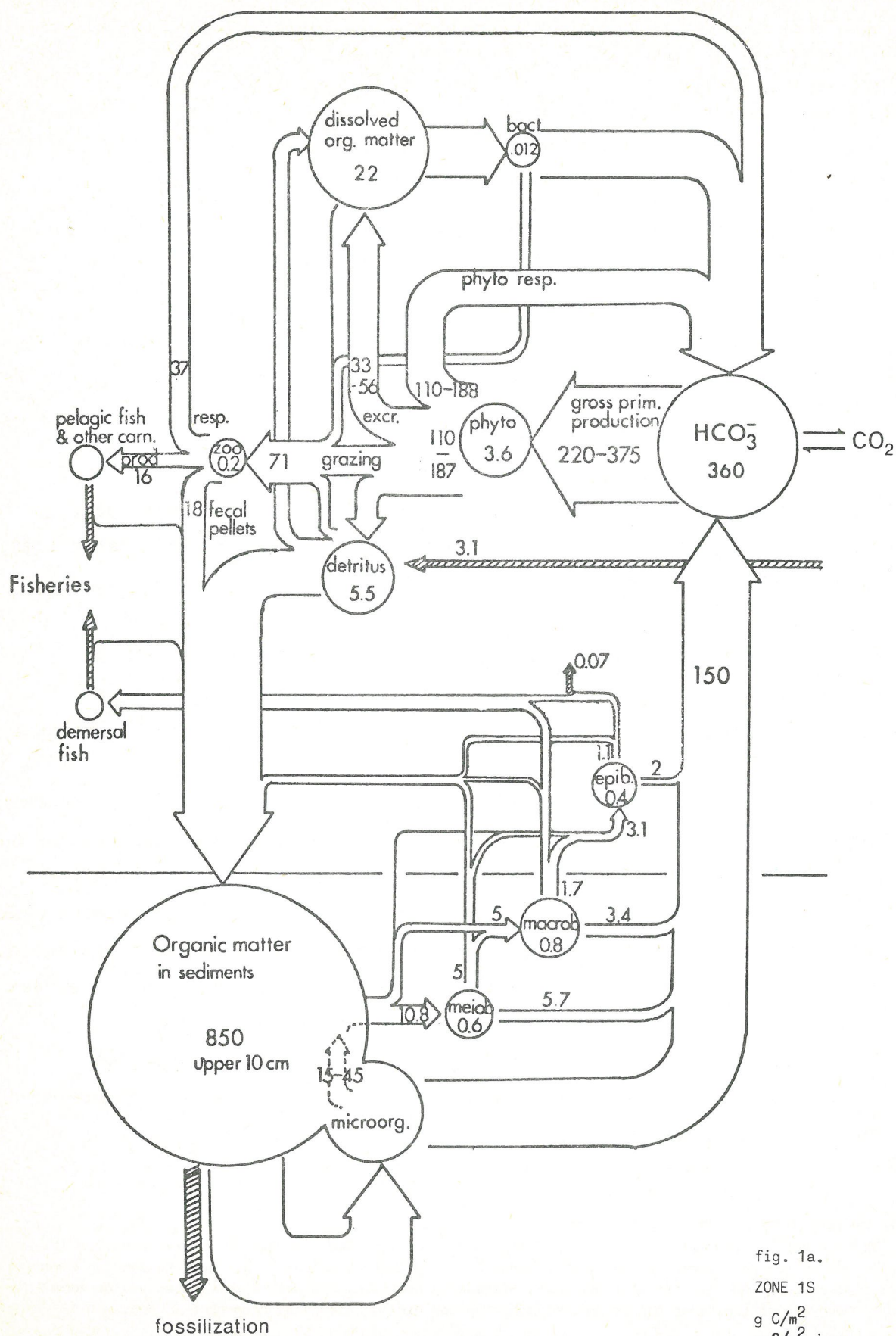


fig. 1a.

ZONE 1S

g C/m²

g C/m²·jaar

Het is vanzelfsprekend dat dit type van voorstelling een zekere graad van schematisatie en vereenvoudiging noodzakelijk maakt en voor de kompartimenten en voor de beschouwde trofische relaties.

Het belang is niet dat er een vereenvoudigd maar wel een globale structuur en funktionering van het ecosysteem gegeven wordt, waarbij duidelijk aangetoond wordt :

- de transferten van de belangrijkste stoffen die de werking van het ecosysteem kontroleren en het relatief belang der verschillende recyclagekringlopen;
- de veranderingen in elk kompartiment : de *turnover* tijden, quotiënt van de grootte van de stock op de intensiteit van de totale flux van de produktie of het verbruik van dit kompartiment is dadelijk af te leiden van dit type van figuren en geeft de karakteristieke tijden van de verandering van het kompartiment.

Het is op basis van dit figuur dat we nu enkele algemene punten van de werking van het Noordzee-ecosysteem zullen bespreken en enkele verschillen die in de verschillende zones te voorschijn komen.

1.1.- Vergelijking tussen de kustzones en de open zee

De onderverdeling in zones is ingevoerd op basis van de hydrodynamica in § 2.1.1.

Het is interessant vast te stellen dat deze onderverdeling weer-spiegeld wordt bij een aantal scheikundige en biologische parameters en alzo de invloed van de kust op de biotopen weergeeft.

In de paragrafen 2.1 tot 2.10 is duidelijk gebleken dat de onderverdelingen die men kan vaststellen in de bestudeerde zone, en dit op basis van de kwantitatieve en kwalitatieve samenstelling van de verschillende kompartimenten (plankton en benthos) nauw samenvallen met de onderverdeling in hydrodynamische zones.

Het is echter opvallend dat, als men de globale *werking* (uitgedrukt in $g\ C/m^2.jaar$) van deze struktureel verschillende ecosystemen vergelijkt, de verschillen sterk afgezwakt worden.

Zo is, indien men de primaire produktie uitdrukt in m^2 (voor gans de waterkolom) ze praktisch gelijk in de twee zones. Hetzelfde geldt voor

de andere kompartimenten van het plankton. Deze gelijkheid verbergt een aantal belangrijke verschillen, gezien het verschil in diepte tussen de twee zones (gemiddelde diepte in zone 1 S, 15 m ; zone 2, 35 m).

Hierbij moet opgemerkt worden dat enkel de concentraties (biomassa's per m^3) biologisch reageren en dus enkel deze belangrijk zijn voor de regulaties der interakties.

Tabel 1 vergelijkt de activiteiten en de biomassa's per m^2 en per m^3 van het plankton in de twee zones.

Tabel 1

	Zone 1S	Zone 2
Biomassa fytoplankton : g C/ m^2	3,60	3,80
g C/ m^3	0,24	0,11
Bruto primaire produktie : g C/ m^2 .jaar	220 - 370	232 - 394
Biomassa zooplankton : mg C/ m^2	212	236
mg C/ m^3	14	7
Ademhaling zooplankton : g C/ m^2 .jaar	37	35
g C/ m^3 .jaar	2,5	2,3
Biomassa bacteriën : 10^{10} bakt./ m^2	29,5	5
10^{10} bakt./ m^3	1,9	0,14
Totaal organisch materiaal : g C/ m^2	22,5	28,4
g C/ m^3	11,25	0,81

De zone 1 S is dus biologisch gezien (produktie, verbruik en recyclage) aktiever. De gelijkheid van de primaire produktie per oppervlakte-eenheid, en dus van de andere activiteiten, komt enkel door de kleinere diepte van de eufotische zone, te wijten aan een grotere turbulentiteit langs de kust.

1.2.- Primaire produktie en aanvoer van organische stoffen met terrigene oorsprong

Het is de aktiviteit van het fytoplankton die in de twee zones het belangrijkste proces is voor de toevoer van organische materie aan het ecosysteem.

In de zone 1 S moet echter rekening gehouden worden met de toevoer van organische stof van terrigene oorsprong. Wollast (1976) schat de toevoer van organisch materiaal door de Schelde naar zee op 9.000 ton C per jaar. De toevoer van organische stof van de Belgische kust is veel zwakker (3.700 ton C/jaar op basis van een BOD van 55 g O₂/dag per inwoner en 500.000 inwoners, 't zij 0,9 g C/m².jaar).

Voor de ganse zone 1 S is deze terrigene toevoer te verwaarlozen, maar in de nabijheid van het uitstoten van deze organische stof of in de zones van accumulatie kan er lokaal een invloed zijn.

1.3.- De relatieve rol van de benthische en pelagische fase bij de recyclage

In de trofische structuur van een water-ecosysteem moet een eerste onderscheid gemaakt worden tussen de recyclage mechanismen van de pelagische fase en de benthische. Deze twee typen van recyclage hebben verschillende funktionele karakteristieken, die voornamelijk liggen in de grote verschillen der *turnover* tijden.

Bij het plankton zijn deze *turnover* tijden meestal van de grootte-orde van een dag. Ze zijn van de grootte-orde van een maand of van een jaar voor het benthisch kompartiment.

Wegens de kleine *turnover* tijden kunnen snelle en sterke variaties optreden in het volume der plankton-kompartimenten die kleine, tijdelijke onevenwichten veroorzaken tussen de verschillende fluxen, dit brengt de grote seizoenvariaties voor deze kompartimenten met zich mee alsook voor de fluxen die hier in betrokken zijn, in de mate dat de fluxen zelf bepaald worden door het volume van de kompartimenten.

Voor de benthische kompartimenten zijn de *turnover* tijden integraal lang en de seizoenvariaties van het volume van deze kompartimenten zeer traag en hun amplitudes, in vergelijking met deze die bij het plankton worden waargenomen, relatief klein.

De seizoenvariaties die optreden bij de fluxen die gecontroleerd worden door de benthische bacteriën zijn voornamelijk te wijten aan de fysiologische invloed van de temperatuur, en niet zozeer aan kwantitatieve of kwalitatieve veranderingen van de aanwezige populaties.

De belangrijke hoeveelheid opgeslagen materiaal aan detritus in de sedimenten "buffert" de benthische aktiviteit ten opzichte van de variaties in de aanvoer van organisch materiaal vanuit de waterkolom en geeft aan de recyclage in het benthos een stabiliserende rol voor het ecosysteem. Een dergelijk *buffer*-effekt uitgeoefend door grote stocks op ecosystemen is reeds gesuggereerd geworden door Golley (1974) voor terrestrische ecosystemen.

Tabel 2

Rol van de sedimenten in de hercyclering
van het organisch materiaal in mariene milieu's en verschillende diepten

Ecosysteem	Diepte (m)	Primaire produktie (g C/m ² .jaar)	Heterotrofe aktiviteit v/h benthos (g C/m ² .jaar)	% prim. produktie (%) *	Methode	Auteurs
Sargasse Zee	4000			0,4		Riley (1970)
Zwarte Zee	2200	100 + 7 aanv. + 15 chemosynth.	10	8 *	isotopische ver- houding C13/C14	Deuser (1971)
Loch Thurnaig	20 - 30	111	34	31	verbruik O ₂ sediment-vallen	Davies (1974)
Harrington Sound	25		22 - 31		profielanalyse van de concentra- tie in het inter- stitieel water	Thorstenson en Mc Kenzie (1974)
Puget Sound			30 - 99	17 - 25	verbruik O ₂	Pamatmat (1971) en Banse (1969)
New York Bight	17	55	79	100	verbruik O ₂	Rowe et al. (1975)
Chesapeake Bay	15	336	33	10 *	door verschil	Biggs en Flemer (1971)
	5	73 + 190 aanv.	62	28	door verschil	Biggs en Flemer (1971)
Spuikom te Oostende	1,5	264	200	75	verbruik O ₂ profielanalyse van de concentra- tie in het inter- stitieel water	Podamo (1975)

* % van de endogene en exogene aanvoer van organisch materiaal.

De rol van de recyclage van de organische stof door het benthos is ongeveer twee maal belangrijker in de zone 1 S ($\pm 150 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{jaar}$) dan in de zone 2 ($\pm 70 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{jaar}$).

Dit kan gedeeltelijk te wijten zijn aan de sedimentatie van organisch materiaal van terrigene oorsprong in de zone 1 S, maar weerspiegelt voornamelijk een algemene tendens van alle water-biotopen waarbij een steeds groter deel van de primaire produktie ontbonden wordt in de sedimenten naarmate de diepte vermindert (tabel 2).

Het belang van de aktiviteit van de degradatie van het organisch materiaal in de sedimenten van de twee zones schept het probleem van de aanvoer van het organisch materiaal aan de sedimenten.

De *faecal pellets* van het zooplankton en de afgestorven zooplanktoncellen die sedimenteren maken zeker een belangrijk deel uit van het organisch materiaal voor het benthos. De schattingen aangaande de exkretie en produktie van het zooplankton tonen ons echter dat ze voor minder dan de helft tussenbeide komen voor de aanvoer van organisch materiaal aan de sedimenten. Men moet dus vaststellen dat ook het fytoplankton een direkt aandeel heeft bij deze toevoer. De bestaande turbulentie in dit deel van de Noordzee moet echter de bezinkingstijd van dode fytoplanktoncellen sterk vertragen.

Een aantal benthische organismen kunnen een belangrijke rol spelen bij het vastleggen van organisch materiaal in de sedimenten : het zijn de suspensie-*feeders* (waarvan de biomassa echter slechts 7 % uitmaakt van de totale macrobenthische fauna in de zone 1 S en tussen 1,6 en 3 % in zone 2) maar voornamelijk de selektieve *deposit-feeders* (Polydora e.a.) waarvan de biomassa meer dan 60 % van de benthische fauna bedraagt in de zone 1 S en tussen 12 % en 24 % in de zone 2) met de vorming van slijmfilms, kokers, enz.

Het binnendringen van het zeewater in de interstitiële ruimten van de sedimenten onder invloed van de golfbeweging kan ook, zoals vermeld door Steele *et al.* (1970) en Reidl *et al.* (1972) organisch materiaal aan de sedimenten toevoegen (als basis voor meiobenthosgemeenschappen).

1.4.- De rol van de microörganismen en de hogere organismen

Zowel in de pelagische als in de benthische kringlopen bestaan en in principe twee wegen om het organisch materiaal te verbruiken : een korte weg die langs de micro-organismen verloopt en een lange weg langs de hogere organismen, leidend tot de vissen.

Het is buitengewoon belangrijk om het relatieve belang van elke weg te kennen, niet enkel uit oogpunt van de fundamentele ekologische kennis, maar ook omdat hier een basisgegeven zit voor elk toegepast onderzoek voor de biologische ontginning der zeeën : de produktie van economisch belangrijke soorten én door visserij én door maricultuur hangt inderdaad voornamelijk af van de "herbivoren" in de cyclus, en de hercycleringsweg langs de bacteriën om kan, vanuit dit standpunt, een verlies betekenen van bruikbare organische stoffen.

In de pelagische fase worden de twee kringlopen gevormd door aan de ene kant de aktiviteit van de heterotrofe planktonische bacteriën die zich afspeelt ten koste van de opgeloste organische stoffen in het zee-water, aan de andere kant door de voedselketting die start met de *grazing* van het herbivoor zooplankton of het fytoplankton.

Afgaande op de schattingen die gemaakt zijn van de primaire produktie en de ingestie van het zooplankton, en op voorwaarde dat dit laatste exclusief herbivoor is, kan het deel dat verbruikt wordt van de primaire produktie door *grazing* geschat worden op 45 tot 70 % in beide zones.

Het belang van de *grazing* t.o.v. de netto primaire produktie wordt als kenmerkend beschouwd voor mariene ecosystemen, in tegenstelling tot terrestrische [Crisp (1964); Odum (1972)] en is theoretisch geïnterpreteerd geworden door Wiegert en Owen (1971) als mogelijk zijnde wegens de hoge vermenigvuldigingssnelheid van het fytoplankton in vergelijking met het zooplankton.

De door ons bepaalde waarden én van de netto primaire produktie én van de *grazing* komen overeen met de gegevens der literatuur.

Toch blijft er een probleem bestaan op het niveau van de produktie en van het verbruik van de enorme stock aan dood organisch materiaal, zowel het particuliere als het opgeloste, waarvan het bestaan door onze

metingen is aangetoond (hoofdstuk III, V) en wat trouwens in de literatuur bevestigd wordt.

De gegevens over de activiteiten der planktonische bacteriën die wij in de Noordzee bekwamen, evenals de gegevens met dezelfde grootte-orde uit de literatuur en besproken in hoofdstuk V, wijzen erop dat de sapro-fage kringloop in de pelagische fase sterk onderschat zou kunnen zijn en dat er een zeer belangrijke kringloop van het verbruik van de, voornamelijk opgeloste, organische stof zou kunnen bestaan naast de kringloop fyto-herbivoor zooplankton.

Het voeden van deze kringloop van opgeloste organische stof kan enerzijds gebeuren door een natuurlijke mortaliteit van het fytoplankton met lyse van de cellen, anderzijds door exkretie van opgeloste organische stoffen door het fytoplankton. Dit laatste fenomeen is zowel wat het kwantitatief aspect betreft als de regulaties van het verschijnsel slecht bekend.

In de benthische fase vinden we de twee kringlopen terug. De ene wordt gevormd door de grote aantallen heterotrofe bacteriën in de sedimenten, de andere is samengesteld uit het geheel van meio-, macro-, en epibenthos die een voedselweb vormen dat onder andere leidt naar de demersale vissen.

In beide zones schijnt deze demersale ketting weinig efficiënt in vergelijking met de totale hoeveelheid gedegradieerd organisch materiaal in de sedimenten. De direkte rol van de micro-organismen bij de recyclage is veruit het belangrijkste.

Deze tendens is echter sterker uitgesproken in de zone 1 S dan in de zone 2, zoals blijkt uit tabel 3.

De benthische fauna in zone 2 is trouwens sterker ontwikkeld en meer gediversifieerd dan in zone 1 S : de karnivoren zijn er talrijker en de trofische kettingen langer.

De twee wegen voor het verbruik van de organische stof die we in de pelagische en benthische fase onderscheiden hebben zijn niet noodzakelijk de een van de ander onafhankelijk. Voor een aantal benthische detritifagen wijzen een aantal waarnemingen erop dat de voornaamste voedselbron de bacteriënfaua is die zich op de detritus bevindt en niet zozeer de detritus zelf [Fenchel (1972)].

Tabel 3

	Zone 1S	Zone 2
Totale benthische aktiviteit	150 g C/m ² .jaar	70 g C/m ² .jaar
Aktiviteit van meio- en macrobenthos (assimilatie = respiratie + produktie)	15,9 g C/m ² .jaar	10,2 g C/m ² .jaar
%	10 %	15 %

In dit geval zou de microbiologische aktiviteit een eerste obligate stap kunnen zijn in de demersale voedselketen, eerder dan een kompetitieve kortsluiting der kringloop.

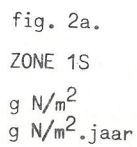
Hetzelfde geldt voor de pelagische fase. Indien inderdaad een belangrijk deel van de primaire produktie langs de bakteriën om wordt afgebroken, dan vormt echter de produktie van de biomassa der bakteriën een belangrijke voedselbron voor het zooplankton. Het is dus zeker niet uitgesloten dat de aktiviteiten die de degradatie van het organisch materiaal tot gevolg hebben en waarvan we het kwantitatief belang hebben aangetoond, zowel voor de pelagische als voor de benthische fase een belangrijke schakel uitmaakt tussen de primaire produktie en de produkties van hogere niveau's.

2.- Stikstof ecometabolisme

Volgens hetzelfde type van voorstellen als figuur 1, tonen de figuren 2a en b de transferten van de stikstof aan tussen de verschillende kompartimenten van het marien ecosysteem, respektievelijk in de zones 1 S en 2.

Omwille van de duidelijkheid zijn er minder details aangehaald dan in het figuur 1, o.a. voor de hogere trofische niveau's, waar de bijdrage van deze niveau's tot de recyclage relatief klein is.

De opgeloste nutriënten en deze van terrigene herkomst (hoofdstuk II), de stikstofbiomassa van het fytoplankton (hoofdstuk III) en de verschillende kompartimenten der benthische aktiviteiten (hoofdstuk IX) met uitsluiting van het zoobenthos zijn direkt bepaald geworden.



ZONE 1S

g N/m².jaar

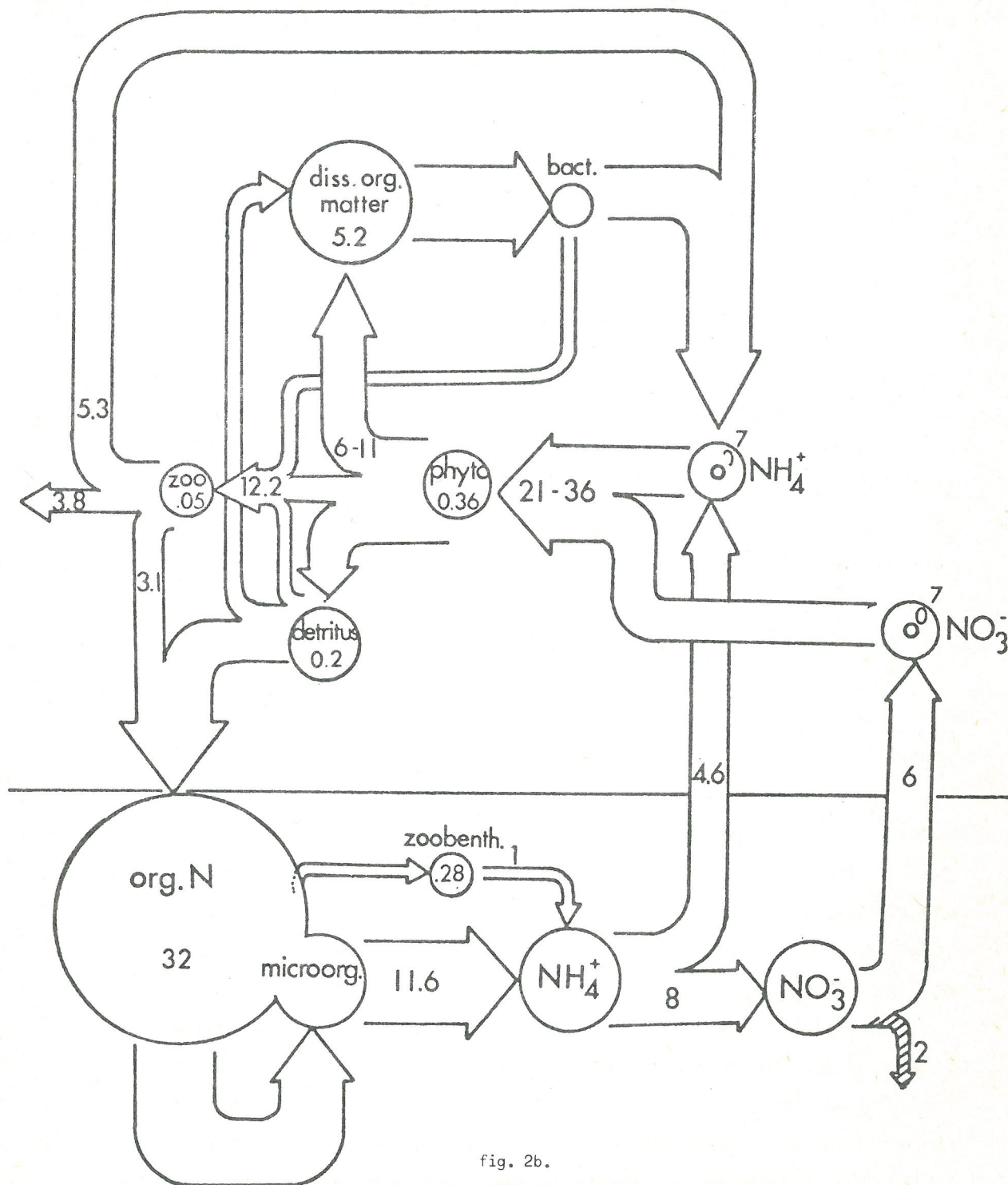


fig. 2b.

ZONE 2

g N/m²

g N/m².jaar

De andere kompartimenten en activiteiten zijn afgeleid van de gegevens van de koolstof-balans, waarbij als hypothese de verhouding $\frac{C}{N}$ als gemiddeld 5,5 genomen werd voor het kompartiment fytoplankton en detritus (dat er dadelijk van afhangt) en 4 voor het kompartiment zooplankton.

Dit is een realistische hypothese voor de jaarlijkse gemiddelden zelfs indien er seizoenvariaties in deze verhouding voorkomen bij het fytoplankton (hoofdstuk III) en het zooplankton (hoofdstuk IV).

2.1. Limitatie van de primaire produktie

De kleine waarde der *turnover* tijden van het opgelost mineraal stikstof (voornamelijk gedurende de maanden april, mei en juni) en de kleine concentraties van dit element in vergelijking met de andere biogene elementen (hoofdstuk II) maken voor de stikstof een limiterend element voor de primaire produktie.

Het zijn de o.a. remineralisatie fluxen en de eventuele toevoer van stikstof die dus de primaire produktie reguleren.

Een belangrijke terrigene toevoer van nutriënten gebeurt in de zone 1 S (hoofdstuk II). De gevolgen van deze toevoer op de primaire produktie-verbruik zal in detail onderzocht worden in de § 3.

We willen hier vaststellen dat de toevoer van stikstof onder minerale vorm ongeveer 1 grootte-orde hoger is dan de toevoer van organisch materiaal, zodat de direkte stimulatie van de primaire produktie als gevolg van de toevoer van nutriënten belangrijker kan zijn dan de stimulatie van het heterotroof metabolisme door de organische stoffen van terrigene oorsprong.

De denitrifikatie, die vooral belangrijk is in de sedimenten van de zone 1 S waar reducerende omstandigheden regelmatig voorkomen, veroorzaakt een niet te onderschatten verlies van stikstof voor het ecosysteem. Inderdaad zet dit proces de nitraten om tot moleculaire stikstof : deze vorm is, zowel in de waterkolom als in de sedimenten, veel minder toegankelijk voor biologische activiteiten. In de zone 1 S is dat verlies waarschijnlijk van dezelfde grootte-orde als de toevoer van terrigene mineraal stikstof.

2.2.- De kwaliteit van de stikstof recyclage

De twee belangrijkste vormen, onder de welke het opgelost mineraal stikstof voorkomt, zijn de nitraten en de ammonium. Als voedselbron voor het fytoplankton bezitten ze verschillende eigenschappen.

De regulatie van de stikstofassimilatie van een aantal fytoplanktonsoorten is, onder omstandigheden die zeer dicht de *in situ* omstandigheden in zee benaderen, in detail bestudeerd geworden : men heeft vastgesteld bij een groot aantal soorten dat het assimilatief nitraat reductase, een inductief enzym is dat gesynthetiseerd wordt in aanwezigheid van nitraten en geïnhibeerd door ammonium bij concentraties die hoger liggen dan $5 \mu\text{M}$ [Eppley *et al.* (1969)]. Bij deze soorten is nitraatassimilatie enkel mogelijk bij zeer lage ammoniumconcentraties (van $0,5$ tot $1 \mu\text{M}$), bij hogere concentraties wordt het ammonium preferentieel opgenomen. Bij andere soorten is een gelijktijdige assimilatie van nitraten en ammonium mogelijk, zelfs bij relatief hoge ammoniumconcentraties : de nitraat reductase is er waarschijnlijk constitutief [Eppley *et al.* (1971); Conover].

In de natuur kunnen zich dus omstandigheden voordoen waarbij het nitraat enkel een "reservebron" van stikstof vormt, enkel bruikbaar bij ammoniumuitputtingen én omstandigheden waarbij het geheel van het nitraat en de ammonium de op ieder ogenblik de beschikbare pool vormt van het stikstof. In hetzelfde milieu kan men fytoplanktonpopulaties aantreffen die onderling een totaal verschillend gedrag vertonen t.o.v. nitraat.

Van uit ecologisch standpunt is het dus niet hetzelfde onder welke vorm de stikstof geregenereerd wordt aan het milieu. Het is belangrijk er hier nogmaals op te wijzen dat de zone 1 S wel nitraat maar geen ammonium exporteert (hoofdstuk II, § 2) wat doet veronderstellen dat het ammonium inderdaad in de kustzones van de Noordzee sneller geassimileerd wordt dan de nitraten.

Zowel bij de terrigene input als bij de recyclageprocessen wordt de vorm onder dewelke de stikstof gevormd wordt bepaald door de intensiteit van de nitrifikatie, proces dat alleen verantwoordelijk is het ammonium of de groep $-\text{NH}_2$ om te vormen tot nitraten.

De omstandigheden die bepalend zijn voor de activiteiten van de nitrifiërende bakteriën in de terrigene toevoer zijn uitgebreid besproken geworden in het vol. 10 voor het Schelde-estuarie.

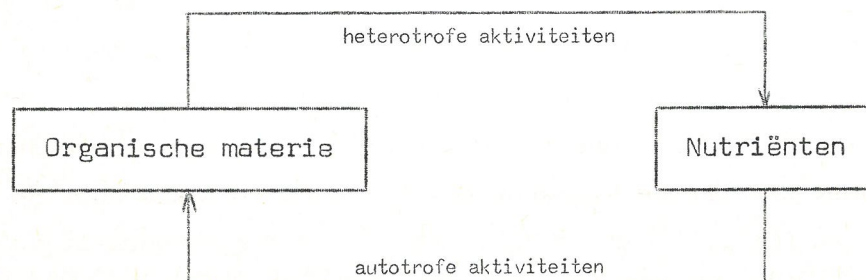
Het blijkt dat in de zee de nitrifikatie beperkt blijft tot de sedimenten, en niet-of in veel mindere mate - voorkomt in de waterkolom. Inderdaad werden de tellingen van de nitrifiërende bakteriën steeds uitgevoerd dicht langs de Belgische kust. Het aantal getelde nitrifiërende bakteriën dat in zout water geteld wordt is altijd minstens met een faktor 10 kleiner dan hetgeen in zoet water geteld wordt, wat er op wijst dat de in de kustwateren voorkomende nitrifiërende bakteriën van terristrische oorsprong zijn en in het zeewater inactief [Somville (1975)].

Deze waarnemingen werden al gedaan door Carey (1938) die besloot dat nitrifikatie in zee enkel in de sedimenten gebeurde. Watson (1963) denkt echter dat dit enkel het geval is voor de werkelijke kustzones maar niet voor de oceanen, waar nitrificerende bakteriën zeker voorkomen.

In de bestudeerde sedimenten van de Noordzee is de nitrifikatie echter zeer sterk en zorgt voor $\pm 65\%$ van de stikstof die gerecycleerd wordt in het benthos.

3.- Balans tussen produktie en verbruik - Eutrofikatie van de Noordzee

Indien het geheel heterotroof verbruik (in het onderzochte gebied voornamelijk de ademhaling van het zooplankton, het fytoplankton, de planktonische en benthische bakteriën) samengebracht worden, dan kan het



ecometabolisme van een gans ecosysteem door het schema geresumeerd worden.

In een stabiel ecosysteem is een evenwicht tot stand gekomen tussen autotrofe produktie en totaal heterotroof verbruik als men een voldoende tijdsperiode in acht neemt (nl. 1 jaar).

In voornamelijk aquatische biotopen kan de toevoer van exogene nutriënten de primaire produktie zodanig stimuleren dat dit evenwicht verbroken wordt : het is, *sensu strictu* het verschijnsel der eutrofikatie, dat gekenmerkt wordt door een te grote primaire produktie ten opzichte van het lokaal verbruik [Odum (1961)].

We stellen voor om een biotoop in eutrofikatie te beschouwen als een milieu waar de primaire produktie voor een belangrijk deel gebeurt ten koste van nutriënten die niet afkomstig zijn van de lokale mineralisatie van het organisch materiaal.

Volgens deze definitie is er bij een milieu waar eutrofikatie optreedt ofwel een uitvoer naar de aanpalende biotopen van organisch materiaal, ofwel is er een verhoging van zijn stock biogene elementen.

In dit laatste geval gaat deze verhoging, in extreme gevallen, gepaard met een verkorting van de voedselketen, zodat een steeds groter deel van de primaire produktie verbruikt zal worden door de saprofage micro-organismen [Hooper (1968)].

De gevaren der eutrofikatie schuilen dus niet op zichzelf in de verhoging van de primaire produktie, maar vooral in de gevolgen die deze verhoging met zich meebrengt op de ganse structuur en de werking van het ecosysteem.

In het kader van de Noordzee laat de studie van de concentratie aan opgeloste zuurstof ons toe een kwalitatieve diagnose te geven over het evenwicht dat bestaat tussen de autotrofe produktie en de heterotrofe consumptie in de Noordzee. Deze diagnose, in de huidige stand van het onderzoek, kan nog niet gemaakt worden aan de hand van het gedetailleerde bilan, uiteengezet in §1 van deze hoofdstuk, wegens de te grote onzekerheden over zekere margen van bepaalde fluxen.

De concentratie van de zuurstof in het zeewater wordt uitsluitend geregeld door twee verschijnselen :

1) de netto produktie of het netto verbruik in de waterkolom, d.w.z. het verschil tussen de produktie van de zuurstof door de primaire produktie en het verbruik door de ademhaling;

2) de uitwisseling van de zuurstof met de atmosfeer; dit is gebonden aan het verschil tussen de concentratie van de opgeloste zuurstof en de verzadigingsgraad.

Het is door Kanwisher (1963) en Bolin (1960) aangetoond dat, bij afwezigheid van sterke turbulentie en overvloedige belvorming, de limiterende stap bij de uitwisseling van gas tussen het water en de atmosfeer, de diffusie van het gas is doorheen de dikte van een oppervlaktefilm in dewelke zich een lineaire gradiënt van de concentratie instelt. In deze omstandigheden wordt de flux van het gas uit het water naar de atmosfeer gegeven door

$$F = \frac{D}{a} (C - C_s) .$$

Hierbij is D de moleculaire diffusiecoëfficiënt van het gas ($\pm 2 \times 10^{-5} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$), a is de dikte van de oppervlaktefilm, C is de concentratie van het opgeloste gas, C_s is de concentratie bij verzadiging.

De dikte van de oppervlaktefilm hangt sterk af van turbulenties met kleine afmetingen in het water en de lucht, dus, in laatste instantie van de windsnelheid.

Proefnemingen uitgevoerd in tanken [Kanwisher (1963)] hebben aangetoond dat deze dikte van de oppervlaktefilm afneemt, omgekeerd evenredig aan het kwadraat van de windsnelheid boven de 3 m/s .

Experimentele bepalingen over uitwisselingscoëfficiënten of over de dikte der oppervlaktefilmen zijn zeldzaam in mariene milieu's.

De enkele gemeten waarden op verschillende plaatsen in de wereld [Broecken en Peug (1974)] variëren tussen 25 en 200 μ .

De vergelijking over het verloop van de opgeloste zuurstofconcentratie kan men schrijven :

$$Z \frac{dC}{dt} = - k (C - C_s) + \Delta P \quad \text{met} \quad k = \frac{D}{a}$$

met z als diepte van de (homogeen veronderstelde) waterkolom, P is de netto-produktie van zuurstof in de waterkolom (per oppervlakte - eenheid).

Wegens het verlichtingsrythme schommelt deze netto-produktie periodisch gedurende de dag rond zijn gemiddelde waarde :

$$\Delta P = \overline{\Delta P} + \alpha \cos \omega t$$

met
$$\omega = \frac{2\pi}{24 \text{ u}} = 0,26 \text{ u}^{-1} .$$

In het geval waar de begintoestand water is dat verzadigd is aan zuurstof, is de oplossing van de vergelijking :

$$C - C_s = \frac{\overline{\Delta P}}{k} [1 - \exp(-\frac{k}{z} t)] + \frac{\alpha}{Z\omega} \sin \omega t + \frac{K\alpha}{Z^2 \omega^2} \cos \omega t .$$

De eerste term duidt het algemeen gemiddelde gedrag aan van de oplossing : met een karakteristieke tijd $\frac{Z}{k}$ is er neiging om een quasi stationnaire toestand te verkrijgen met een afwijking van de verzadiging die gelijk is aan $\frac{\overline{\Delta P}}{k}$.

De volgende twee termen duiden op het bestaan van periodische oscillaties met een amplitude $\frac{\alpha}{Z\omega}$ rond het gemiddeld gedrag.

Deze oplossing is grafisch voorgesteld in fig. 3 voor het volgende numerische voorbeeld, dat representatief is voor een zomerperiode langs de kust van de Noordzee.

$$\overline{\Delta P} = 50 \text{ mg O}_2/\text{m}^2 \cdot \text{u} ,$$

$$\alpha = 75 \text{ mg O}_2/\text{m}^2 \cdot \text{u} ,$$

$$Z = 20 \text{ m} ,$$

$$k = \frac{D}{a} = \frac{2 \times 10^{-5} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}}{60 \text{ } \mu} = 0,1 \text{ m} \cdot \text{u}^{-1} .$$

Dit geval toont aan dat voor de omstandigheden die gekend zijn in de Noordzee :

1° de amplitude der variaties van de opgeloste zuurstofconcentraties, te wijten aan het dagelijks rhytme der verlichting zeer zwak is (en in feite niet waarneembaar);

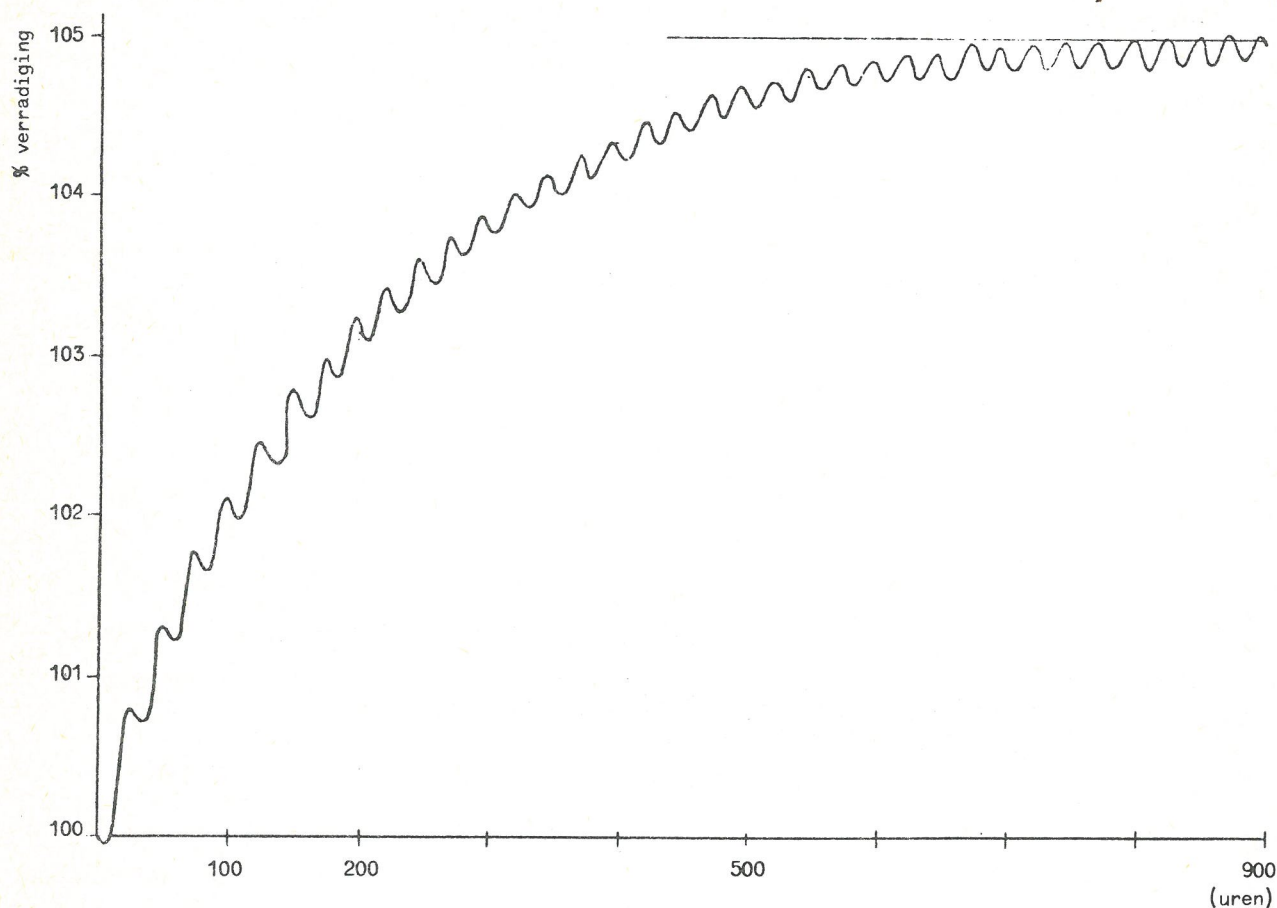


fig. 3.

2° het ongeveer 14 dagen duurt voor zich een stationnaire toestand van onder- of overversadiging instelt.

Dit houdt in dat de toestand van over- of onderverzadiging die gedurende een kruisvaart gemeten wordt ons inlichtingen verstrekt over het verschil tussen de primaire produktie en de globale consumptie *geïntegreerd over een periode die enkele weken voorafgaat aan de meting.*

Figuur 4 stelt de seizoensvariatiies voor van het percentage verzadiging der opgeloste zuurstof in de kustzone aan de ene kant en in open zee aan de andere kant (gemiddelde per zone en per kruisvaart, metingen van 1971, 1972 en 1973).

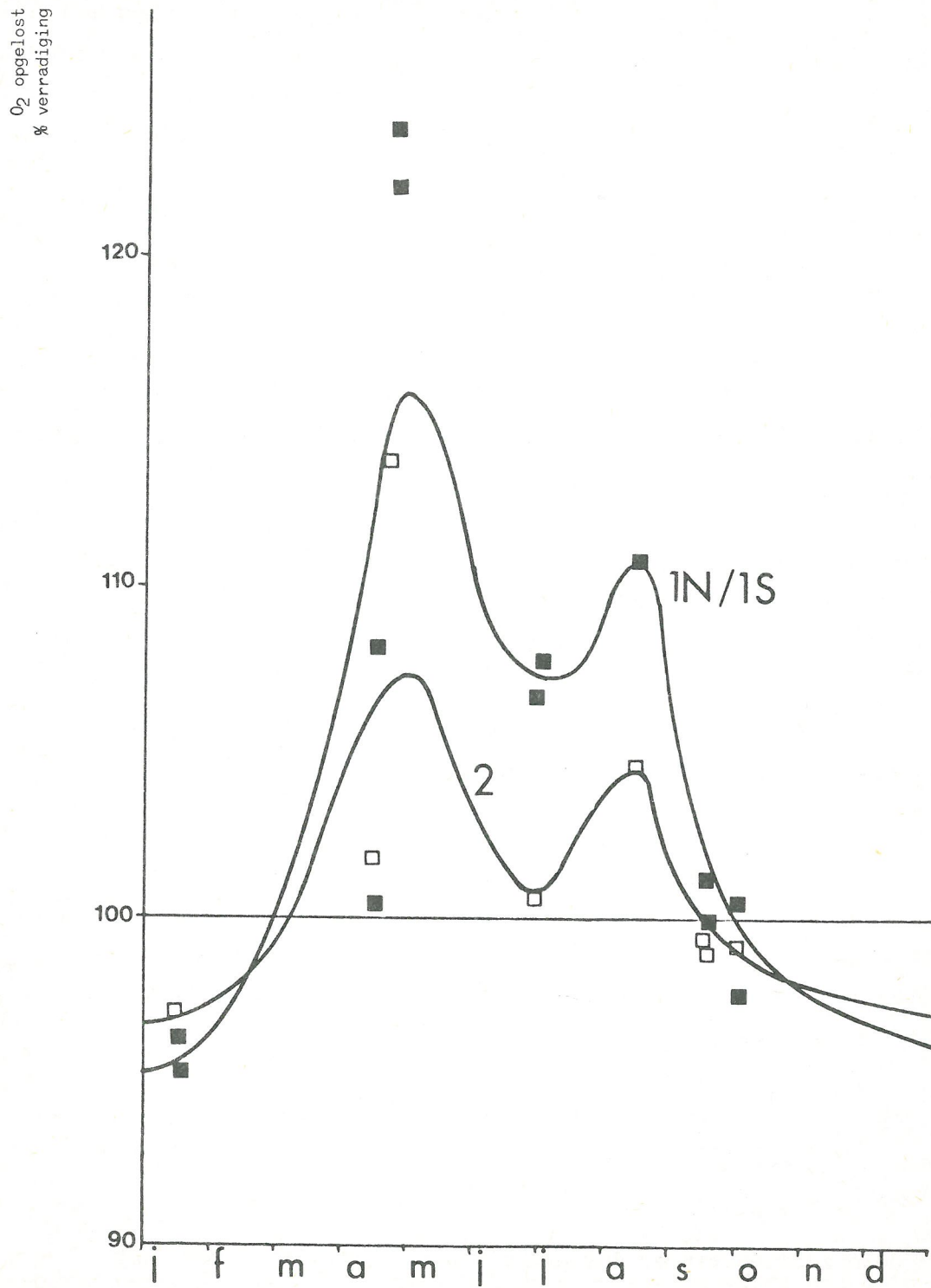


fig. 4.

Van april tot september is het water in de twee zones oververzadigd, voornamelijk in de kustzone. Dit wijst op een overschot van primaire produktie t.o.v. het heterotroof verbruik en doet veronderstellen dat in de kustzone het stimulerend effect van de toevoer van terrigene nutriënten voor de primaire produktie sterker is dan het effect op de verhoging van het heterotroof verbruik.

Van oktober tot maart treedt er integendeel een onderverzadiging op aan zuurstof in de twee zones, wat erop wijst dat het verbruik er sterker is dan de primaire produktie.

Om verder te gaan met deze conclusies, in het bijzonder om een waarde te kunnen geven aan deze "overproduktie", d.w.z. om het verschil tussen de primaire produktie en het heterotroof verbruik in een jaarbalans te kunnen uitdrukken, is het nodig een hypothese naar voor te brengen over de uitwisselingscoëfficiënt k , voornamelijk over zijn relatieve zomer en winterwaarden.

Voor de Noordzee staat ons geen enkele waarde van k ter beschikking, maar als we als eerste benadering aanvaarden dat er een verhouding bestaat tussen k en het vierkant van de windsnelheid, dan laten de gegevens over de windsnelheden, verzameld door het Station West-Hinder in het jaar 1974, ons toe te schrijven :

$$\frac{k_{\text{winter}}}{k_{\text{zomer}}} \approx 1,5 .$$

Dit laat ons dan toe om het winterdeficiet van de produktie te vergelijken met het zomer teveel om een jaarbalans op te stellen.

In de zone 2 verkrijgen we

$$\frac{\int_{\text{april}}^{\text{september}} (C - C_s) dt}{\int_{\text{oktober}}^{\text{maart}} (C - C_s) dt} = 1,3 .$$

In deze zone heerst er dus praktisch een evenwicht voor wat de jaarbalans betreft voor wat betreft de primaire produktie en het totaal verbruik.

In de kustzones hebben we echter :

$$\frac{\int_{\text{april}}^{\text{september}} (C - C_s) dt}{\int_{\text{oktober}}^{\text{maart}} (C - C_s) dt} = 2,2 .$$

Dit wijst erop dat er op jaarbasis een duidelijke overproduktie is.

Wegens het ontbreken van preciese waarden voor de uitwisselingscoëfficiënt in de Noordzee, is het gevaarlijk een cijfer aan deze overproduktie te geven.

Op basis van de spreiding der waarden die gegeven worden aan de dikte van de oppervlaktefilm (tussen 25 en 200 μ) kan de grootteorde van de overproduktie tussen 10 en 70 g C/m².jaar geschat worden.

Dit komt vrij goed overeen met de grootte-orde van de aanvoer van nutriënten langs de Belgische en Hollandse kust en de estuaria in de kustwateren.

De kustwateren van de Noordzee kunnen dus beschouwd worden als *geëutrofieerd* endogeen organisch materiaal wordt ofwel geëxporteerd naar het Noorden, ofwel opgeslagen in de sedimenten.

MODELE MATHEMATIQUE DE LA CIRCULATION D'AZOTE
A TRAVERS L'ECOSYSTEME PELAGIQUE
DE LA BAIE SUD DE LA MER DU NORD

Introduction

La philosophie de l'utilisation des modèles mathématiques pour la simulation de la dynamique des écosystèmes marins a été clairement définie dans le volume 1 du présent rapport de synthèse. Il semble toutefois opportun de rappeler ici les étapes nécessaires de tout essai de modélisation.

1.- Il faut d'abord démarquer physiquement l'écosystème étudié de l'ensemble du monde extérieur et quantifier les relations de fermeture qui expriment les influences externes sur cet écosystème et réciproquement, qu'il s'agisse de flux d'advection ou de diffusion vers ou à partir des mers adjacentes, des interactions air-mer et mer-sédiments, de l'injection d'eaux estuariennes, de l'effet des côtes, etc.

2.- Doivent ensuite être choisies quelques grandeurs caractéristiques supposées nécessaires et suffisantes pour représenter l'état de l'écosystème. Ce choix — essentiellement pragmatique — dépend du but de la simulation (circulation d'azote, transfert de métaux lourds dans la chaîne alimentaire, eutrophisation, hétérogénéité spatiale du plancton, etc.) et des données disponibles pour ajuster et vérifier le modèle proposé.

3.- Un schéma des interactions qui lient ces variables d'état doit alors être établi et les expérimentateurs ont à fournir, tant pour les variables d'état que pour les flux qui les connectent, les valeurs moyennes sur une période caractéristique.

4.- Les modélisateurs doivent finalement déceler les grandeurs qui commandent les interactions et assurent leur régulation, et déterminer les équations d'évolution des variables d'état qui sont en fait des équations de conservation exprimant que, dans un volume donné, la variation temporelle d'une variable est égale à la somme de ce qui y entre ou en sort et de ce qui y est créé ou consommé. L'effet de toutes les grandeurs dont on ne veut (ou ne peut) pas tenir compte explicitement et qui donc

ne font pas l'objet d'une équation d'évolution est introduit, dans le modèle mathématique, sous la forme des paramètres.

Les trois premiers points ont été le thème de la première partie du présent volume qui a été synthétisée par des figures telles que chapitre VI, figure 1a,b,c, chapitre VII, figures 3 à 6, chapitre VIII, figures 1 à 6, chapitre XI, figures 1a,b et 2a,b. Le quatrième, consacré à la régulation des interactions et à la modélisation, est développé dans cette seconde partie.

1.- Régulation des interactions

1.1.- Principes

Il existe, entre une variable-donneur X_i et une variable-récepteur X_j , un flux (une translocation) de matières ou d'énergie F_{ij} . Ce flux peut être commandé (fig. 1) par X_i et X_j , par d'autres variables d'état X_1 , X_m , ... et des paramètres d'excitation Π_r , Π_s , ...

$$(1) \quad F_{ij} = F_{ij}(X_i, X_j, X_1, X_m, \dots, \Pi_r, \Pi_s, \dots).$$

Dans la plupart des cas, [e.g. Kelly (1973), Chen (1970), Nihoul (1975)], F_{ij} peut se mettre sous la forme d'un produit de fonctions :

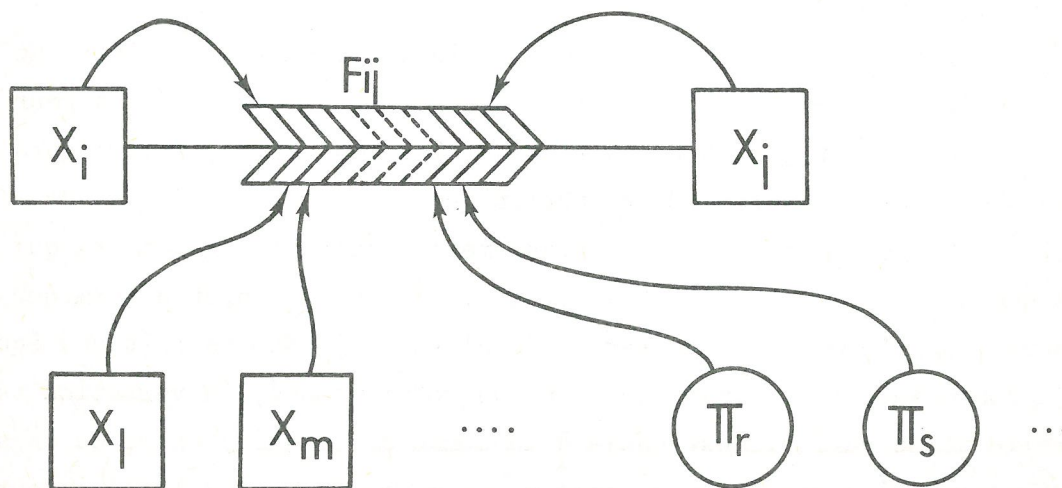


fig. 1.

$$(2) \quad F_{ij} = X_j f_i(X_i) f_1(X_1) f_m(X_m) \dots f_r(\Pi_r) f_s(\Pi_s) \dots$$

Supposons, pour simplifier, que F_{ij} ne dépende que de X_i et X_j

$$(3) \quad F_{ij} = X_j f_i(X_i) .$$

Deux situations peuvent être envisagées :

- lorsque la variable X_i a des valeurs élevées, la grandeur qu'elle représente se trouve à satiété dans l'écosystème et ses variations n'ont aucune influence sur l'interaction. Aussi X_i ne commande plus F_{ij} et $f_i(X_i)$ se réduit à une constante;

- pour les petites valeurs de X_i , cette variable commande linéairement l'interaction. f_i s'écrit :

$$(4) \quad f_i = \alpha_{ij} X_i$$

et F_{ij} devient la célèbre relation de Lotka-Volterra :

$$(5) \quad F_{ij} = \alpha_{ij} X_i X_j .$$

Il est évident que ces deux situations opposées se raccordent continûment et la façon la plus usuelle d'exprimer le passage d'une dépendance linéaire correspondant aux petites valeurs de X_i à une constante pour les grandes valeurs de X_i est la relation de Michaelis-Menten-Monod :

$$(6) \quad f_i(X_i) = \frac{\alpha_{ij} X_i}{\beta_i + X_i}$$

où α_{ij} est le taux de consommation maximum de X_i par X_j et β_i la constante de demi-saturation.

Ce raccord peut être effectué quelque peu différemment par une relation proposée par Ivlev et Parsons pour exprimer notamment l'interaction du broutage du phytoplancton par le zooplancton

$$(7) \quad f_i(X_i) = \alpha_{ij} [1 - \exp(-\beta_i X_i)] .$$

D'autres formes, souvent plus sophistiquées, peuvent être trouvées dans la littérature. Ainsi par exemple Lassen et Nielsen (1972) ont proposé,

pour exprimer la consommation de phosphore X_i par le phytoplancton lors de la photosynthèse, la relation suivante :

$$(8) \quad f_i(X_i) = \frac{1}{\sigma_i \sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{X_i} \exp\left[-\frac{1}{2} \left(\frac{u - \beta_i}{\sigma_i}\right)^2\right] du .$$

Très souvent, l'interaction est inhibée pour les très petites ou les très grandes valeurs de X_i . Dans le premier cas, on utilise des relations à seuil dont Steele (1974) a mis en évidence l'effet stabilisateur :

$$(9) \quad \begin{aligned} f_i(X_i) &= 0 && \text{pour } X_i \leq X_i^0 \\ f_i(X_i) &= \frac{\alpha_{ij} (X_i - X_i^0)}{\beta_i + (X_i - X_i^0)} && \text{pour } X_i > X_i^0 . \\ &\text{ou } \alpha_{ij} \{1 - \exp[-\beta_i (X_i - X_i^0)]\} \end{aligned}$$

Dans le second, on emploie des relations empiriques appropriées. Par exemple, Vollenweider (1965) utilise, pour simuler l'influence de la lumière X_i sur la photosynthèse, la relation

$$(10) \quad f_i(X_i) = \alpha_{ij} b \frac{\frac{X_i}{X_{i_{opt}}} b}{\left[1 + \left(\frac{X_i}{X_{i_{opt}}} b\right)^2\right]^{\frac{1}{2}}} \frac{1}{\left[1 + (\alpha X_i)^2\right]^{n/2}}$$

où n , b , α sont des constantes et $X_{i_{opt}}$ est l'énergie lumineuse conduisant à un maximum de productivité primaire. f_i tend vers zéro pour X_i tendant vers l'infini.

Les relations qui viennent d'être écrites pour la fonction $f_i(X_i)$ de la forme simplifiée (3) de F_{ij} peuvent être étendues, *mutatis mutandis*, à toutes les autres fonctions $f_l(X_l)$, $f_m(X_m)$, ..., $f_r(\Pi_r)$, $f_s(\Pi_s)$, ... de la forme générale (2) de F_{ij} .

Si toutes ces fonctions f_i , ..., f_s présentent des paliers de saturation et que toutes les variables d'état X_i , X_l , X_m , ... (ou les paramètres d'excitation) sauf une ont atteint des valeurs saturantes, c'est cette dernière seule qui commande l'interaction et qui joue le rôle d'élément limitant.

En particulier, s'il est possible de prouver qu'une variable (ou paramètre) garde, pendant toute la période étudiée, des valeurs saturantes, celle-ci n'influence jamais l'interaction considérée et peut donc être éliminée de l'expression F_{ij} .

Plus généralement, si les variables d'état (ou paramètres) ne sont pas nécessairement à saturation, c'est celle qui révèle le plus petit taux de croissance spécifique qui contrôle effectivement la cinétique de l'interaction. Aussi les écomodélistes [*e.g.* Vinogradov *et al.* (1972), Belyaev *et al.* (1975), Walsh (1975)] ont-ils de plus en plus tendance à remplacer l'expression (2) de F_{ij} par

$$(11) \quad F_{ij} = X_j \min[f_i(X_i), f_1(X_1), f_m(X_m), \dots, f_r(\Pi_r), f_s(\Pi_s), \dots]$$

1.2.- Application : Etude expérimentale des facteurs assurant la régulation de la production primaire

Plusieurs flux d'interactions écologiques comme le broutage et la respiration du zooplancton, la diffusion des nutriments à partir des sédiments, etc. ont été mesurés dans le cadre de ce programme. Mais c'est sans conteste la production primaire qui a fait l'objet de l'étude la plus fouillée quant aux facteurs qui assurent sa régulation.

Pour cette étude, deux démarches étaient possibles, soit l'isolement et la mise en culture des espèces phytoplanctoniques dominantes et l'observation de leurs comportements vis-à-vis des facteurs de régulation potentiels par des expériences en chemostat, soit l'étude *in situ* des caractéristiques physiologiques du phytoplancton.

Mommaerts a choisi la seconde qui a l'avantage d'éviter tout artefact de laboratoire, mais l'inconvénient de la grande variabilité expérimentale et de l'effet de mélange des espèces.

La production primaire PP dépend évidemment de la biomasse du phytoplancton B et est principalement contrôlée par la lumière I, les nutriments N et la température T. D'où

$$(12) \quad PP = k_{\max} f_1(I) f_2(N) f_3(T) B.$$

1.2.1.- Relation production primaire - biomasse phytoplanctonique

Des mesures préliminaires ont permis de mettre en évidence deux sous-compartiments que l'on sépare sur le critère de la taille :

- le netplancton ($> 25 \mu$) assez bien identifiable aux Bacillariophycées silicifiées et à une forme coloniale de chrysophycées ;
- le nanoplancton ($< 25 \mu$) assez bien identifiables aux flagellates se répartissant entre plusieurs classes mais montrant souvent de grandes similitudes de comportement.

Il a semblé judicieux de rechercher les caractéristiques propres à chacun des deux groupes, en mesurant séparément leurs rendements photosynthétiques et en cherchant à les interpréter en fonction des facteurs du milieu.

Ces rendements appelés productivité primaire pp

$$(13) \quad pp = \frac{PP}{B} = k_{\max} f_1(I) f_2(N) f_3(T)$$

sont d'autant plus grands que le rapport surface/volume des organismes est élevé. Aussi la productivité du phytoplancton côtier relativement pauvre en nanoplancton est-elle plus faible de celle du large relativement riche en nanoplancton, bien que la zone côtière soit beaucoup plus riche en éléments nutritifs dissous (fig. 2). Par contre, en période de *bloom* printanier, le nanoplancton semble moins actif et des filtrations sélectives ont révélé la relation suivante

$$(14) \quad \frac{PP_{\text{netpl}}}{PP_{\text{nanno}}} \sim F \frac{B_{\text{netpl}}}{B_{\text{nanno}}}$$

avec F de l'ordre de 4 .

La figure 3 relative au bloom d'avril-mai 1974 illustre le genre d'information synthétique qu'il est possible d'extraire de telles données. On peut y suivre l'évolution temporelle des caractéristiques de certaines stations expérimentales, les variations qualitatives dans l'espace (transect côte-large) et l'identité fonctionnelle d'un groupe de stations.

La station MO1 a été particulièrement suivie (tableau 1). Ce tableau montre que le rapport

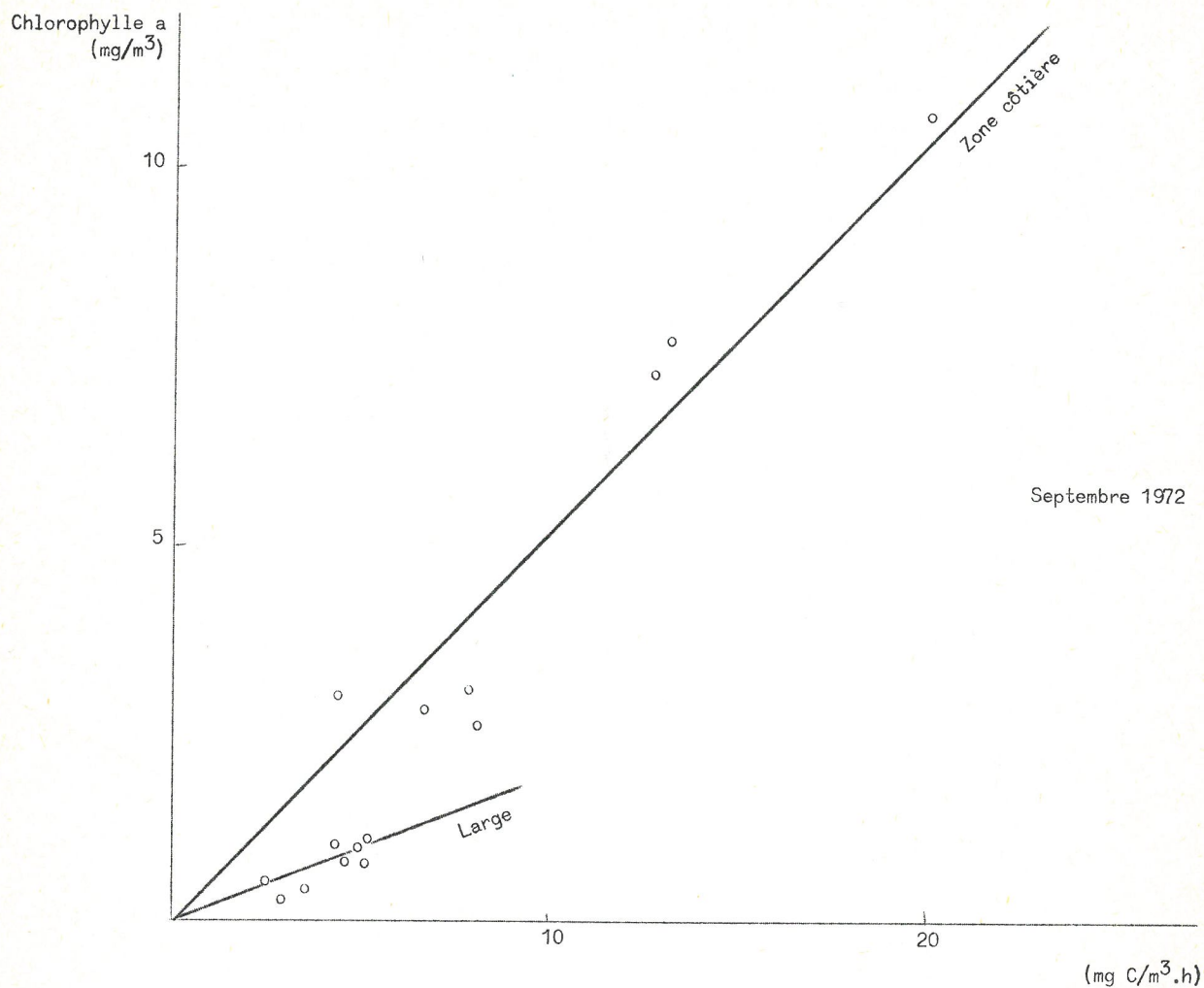
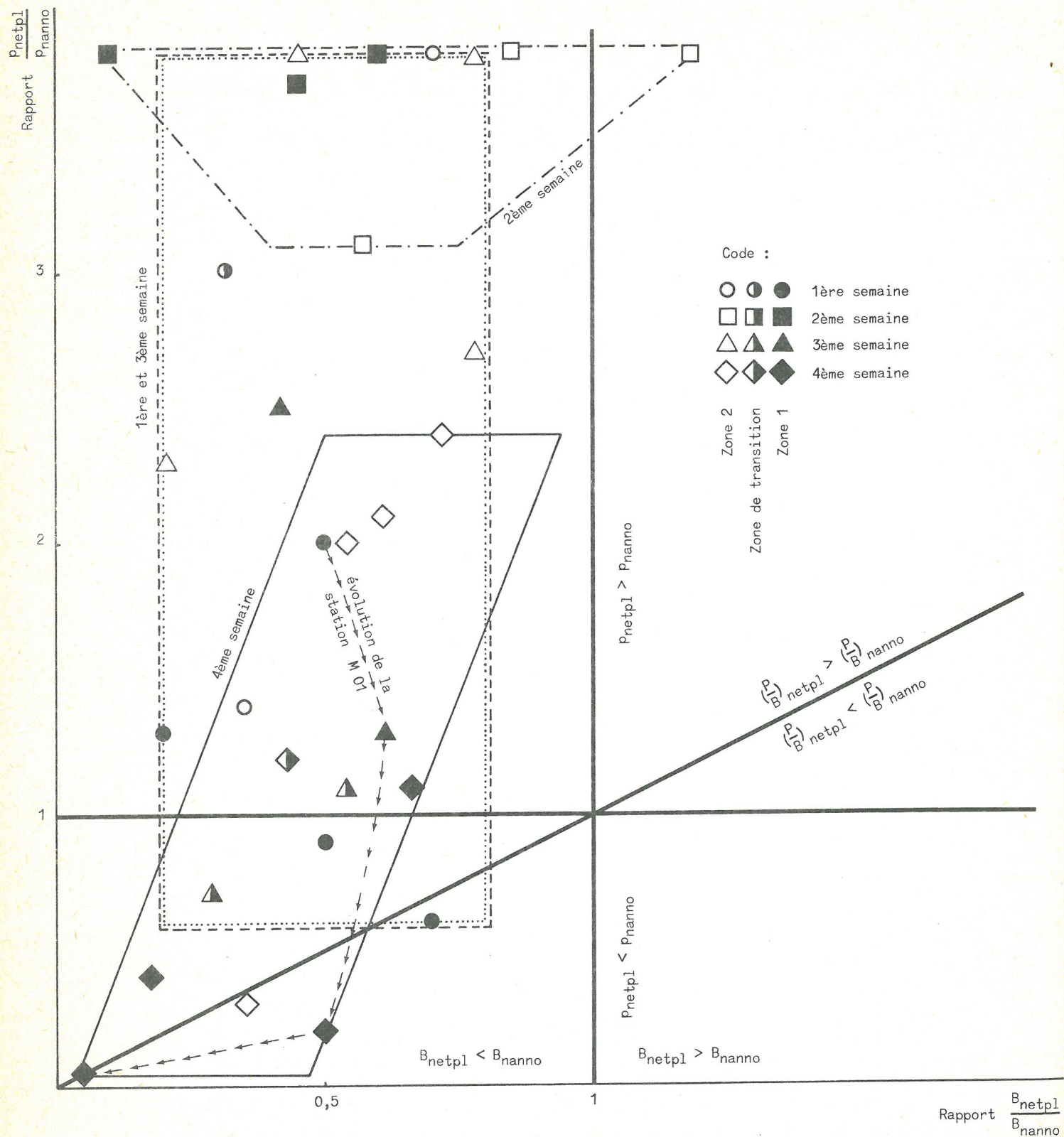


fig. 2.
Production potentielle

Tableau 1

P = p_{opt} en mg C/m³.h ; B : chlorophylle a en mg/m³
F : facteur exprimant la plus grande production du netplancton

Date	P _{total}	B _{total}	$\frac{P_{total}}{B_{total}}$	$\frac{P_{netpl}}{B_{netpl}}$	$\frac{P_{nanno}}{B_{nanno}}$	$\frac{P_{netpl}}{P_{nanno}}$	$\frac{B_{netpl}}{B_{nanno}}$	F
19-4-74	75,51	3,18	23,75	47,49	11,87	2	0,5	4
29-4-74	122,66	8,28	14,81	22,29	10,30	1,3	0,6	2,17
6-5-74	178,44	28,37	6,29	3,14	7,86	0,2	0,5	0,40
10-5-74	111,14	5,70	19,50	30,48	18,95	0,08	0,05	1,60



(B estimé à partir de la chlorophylle a)

fig. 3.

Bloom d'avril-mai 1974

$$\frac{PP_{total}}{B_{total}}$$

usuellement utilisé pour discuter les caractéristiques physiologiques de la communauté entière est peu représentatif de la réalité biologique et donc difficilement interprétable. Il serait plus opportun d'utiliser une moyenne géométrique du type

$$(15) \quad \frac{PP_{tot}}{B_{tot}} \sim \sqrt{\frac{PP_{nanno}}{B_{nanno}} \times \frac{PP_{netpl}}{B_{netpl}}} \sim \frac{PP_{nanno}}{B_{nanno}} \sqrt{F}$$

1.2.2.- Régulation de la production primaire par la lumière

La lumière joue un rôle essentiel dans le contrôle de la production primaire.

La relation (12) peut s'écrire sous la forme

$$(16) \quad PP = PP_{opt} f_1(I) .$$

Jassby et Platt (1975) ont fait la revue critique de toutes les $f_1(I)$ qui ont été proposées dans la littérature et Mommaerts a estimé que la relation qui représente au mieux l'effet de la lumière sur la photosynthèse est celle de Vollenweider (1965).

$$(17) \quad f_1(I) = \frac{\frac{I}{I'_k}}{[1 + (\frac{I}{I'_k b})]^{\frac{1}{2}}} \frac{1}{[1 + (\alpha I)^2]^{n/2}}$$

où I'_k est la valeur saturante de la lumière incidente et α et n les paramètres d'ajustement de la photoinhibition.

Les données ont permis d'affecter aux paramètres les valeurs suivantes :

$$\alpha = \frac{1}{I'_k b} , \quad n = 1 , \quad b = 2$$

pour le Bassin de Chasse (fig. 4) et $n = 2$ et $b = 2,6$ pour la baie sud de la mer du Nord. Ce qui semble montrer une photoinhibition sous la surface dans le second écosystème plus importante que dans le premier.

I'_k est de l'ordre de 20 à 30 Joules/cm².heure mais fluctue d'un minimum en début et fin d'année à un maximum en été, en permettant

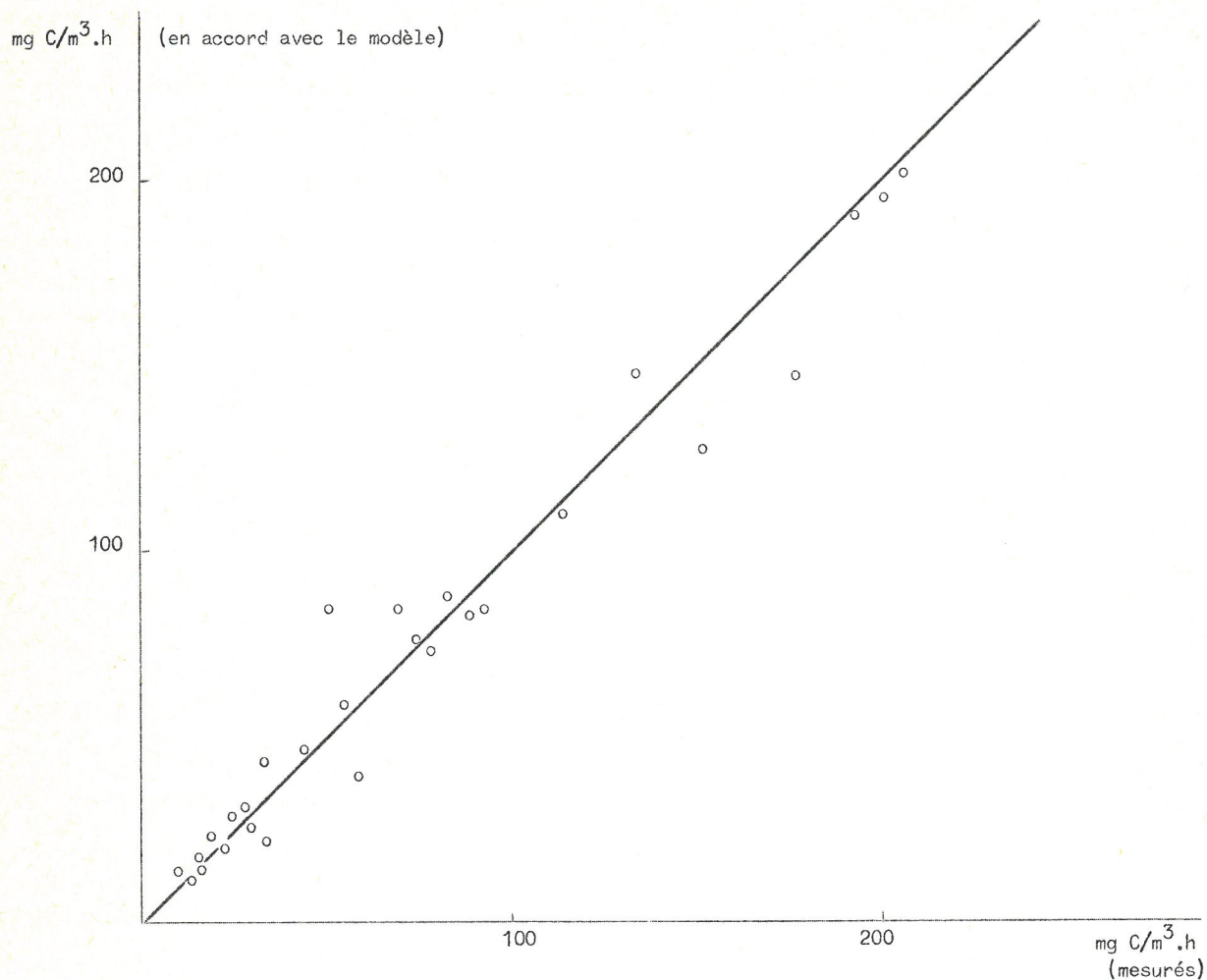


fig. 4.

à la photosynthèse d'être plus efficace quand il y a moins de lumière. Cette fluctuation est probablement liée à la température de l'eau de mer.

1.2.3.- Relation entre la productivité primaire optimum et les rapports carbone/chlorophylle a et carbone/azote du phytoplancton

La productivité primaire optimum se calcule à partir de la production optimum exprimée en $\text{mg C/m}^3 \cdot \text{heure}$ et de la concentration en chlorophylle a active prise comme index de la biomasse du phytoplancton.

La conversion en carbone se fait habituellement par le rapport $1 \text{ mg C} = 45 \text{ mg Chl.a}$. Mais la réalité est certainement moins simple.

En effet, les conditions de croissance influencent fortement le comportement physiologique des cellules phytoplanctoniques et se traduisent par des variations dans la teneur en chlorophylle et dans la composition métabolique.

Aussi, les rapports $\frac{C}{\text{Chl.a}}$, $\frac{N}{\text{Chl.a}}$ et $\frac{C}{N}$ (voir tableau 2) et leurs variations saisonnières pourraient être indicateurs de la façon dont les facteurs extérieurs, principalement les nutriments, agissent sur le phytoplancton.

Tableau 2

Rapports N/Chl, C/Chl et C/N caractéristiques du phytoplancton pour différents milieux marins

Ecosystème	$\frac{g\ C}{g\ \text{Chl}\ a}$	$\frac{g\ N}{g\ \text{Chl}\ a}$	$\frac{g\ C}{g\ N}$	Références
Upwelling NO africain Centre de l'Atlantique nord		5,5 39,5		Packard et Dortch (1975)
Ouest de l'Atlantique nord	35	4,2	janvier 12,5 avril 5,3	Menzel et Ryther (1964)
Mer du Nord Large d'Aberdeen	Hiver 213 Automne 47			Steele et Baird (1962)
Baie sud				
Zone côtière sud	Bloom 36 Non bloom 47	5,4 5,5	5,5 3	Van Beveren (1975)
Zone côtière nord	Bloom 37 Non bloom 60	4,6 8	4,3 -	
Zone du large	Bloom 41 Non bloom 120	2,8 16	3,8 -	

Les valeurs caractéristiques de ces rapports pour la zone 1 sud du même ordre que ceux d'un *upwelling* et leurs variations saisonnières peu importantes suggèrent que cette zone est riche en nutriments toute l'année et que sa population est homogène.

Pour la zone 2 du large, ces rapports illustrent une succession normale d'événements : $\frac{N}{\text{Chl.a}}$ et $\frac{C}{\text{Chl.a}}$ élevés en période non favorable à la croissance phytoplanctonique, diminuant avec l'augmentation de l'activité photosynthétique, lors du *bloom* printanier. Ceci s'accorde

au fait que la teneur en constituants biochimiques diminue rapidement lorsque la division cellulaire devient plus rapide.

Les rapports caractéristiques de la zone 1 nord révèlent une région enrichie en période de croissance phytoplanctonique au même titre que la zone 1 sud mais moins favorable à la croissance pour les périodes de "repos".

1.2.4.- Régulation de la production primaire par les éléments nutritifs dissous. Détermination des nutriments limitants

Le carbone, le phosphore, l'azote, la silice, certaines vitamines et oligoéléments en solution dans l'eau sont autant de constituants nécessaires à la production de matière organique.

Il est important de distinguer parmi eux ceux qui, se trouvant à satiété dans le milieu, n'ont aucune influence sur la production primaire et ceux qui, au contraire, assurent sa régulation.

Pour cela, deux méthodes sont possibles.

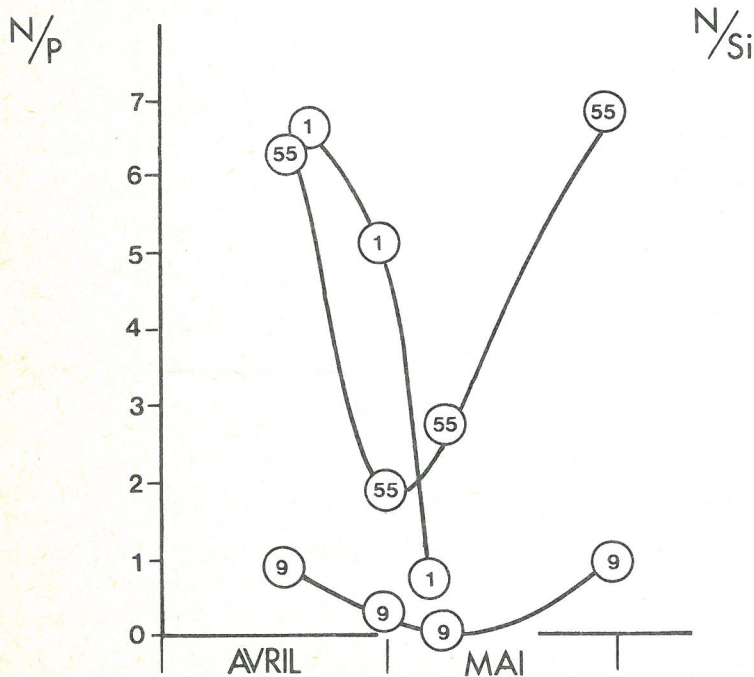


fig. 5.

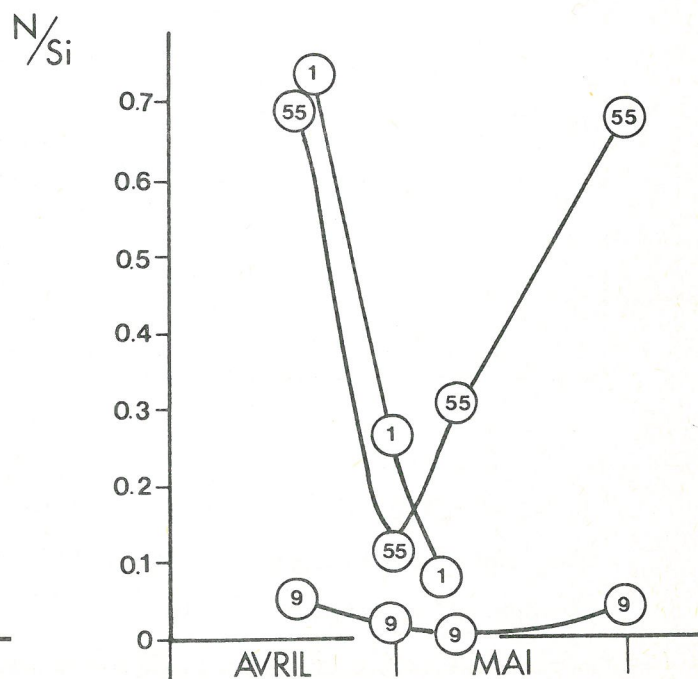


fig. 6.

D'une part, on peut rechercher l'élément régulateur dont l'ajoute stimule de manière mesurable l'assimilation chlorophyllienne. Les expériences réalisées dans ce but n'ont guère été concluantes car il fallait des temps très longs pour voir une accélération du taux de croissance. Toutefois, on a observé quelques réponses nettes dues à l'addition d'azote.

D'autre part, on peut prendre en considération des aspects stoechiométriques. Si le rapport des concentrations du phosphore, de l'azote et de la silice dissous est égal à $P : N : Si = \alpha : \beta : \gamma$ et que celui de ces mêmes éléments incorporés dans la matière organique phytoplanctonique vaut $\alpha' : \beta' : \gamma'$, une série d'inégalités permet de déceler quel est l'élément limitant.

Ainsi, le rapport atomique $P : N : Si$ caractéristique des populations côtières est de l'ordre de $1 : 16 : 32$ [Van Bennekom (1975)] et l'on peut estimer que, dans la phase dissoute, l'azote est plus limitant que le phosphore pour $N : P < 16$ et plus limitant que la silice pour $N : Si < 0,72$.

Les figures 5 et 6 donnent l'évolution des rapports $N : P$ et $N : Si$ pendant le *bloom* du printemps 1974, pour deux stations côtières (1 et 55) et une station au large (9). Ce qui prouve assez clairement que, dans cette circonstance, l'azote est limitant.

Il faut encore déterminer la relation liant la productivité primaire optimum aux différentes formes d'azote inorganique. Par exemple, celle-ci a été bien établie pour la station M09 (au large) (fig. 7). Si le taux maximum observé correspond à la saturation, on calcule une constante de demi-saturation de $1,5 \mu g \text{ at } N-NH_4^+/l$, qui est dans le domaine des valeurs situées entre 0,1 et 5,7 observées pour le phytoplancton néritique à flagellates [Eppley *et al.* (1969)].

Pour d'autres stations, les choses sont beaucoup moins nettes et le phénomène de régulation de la productivité primaire par l'azote inorganique (en particulier, la détermination de constantes de demi-saturation adéquates) nécessitera la continuation des études et expériences en cours.

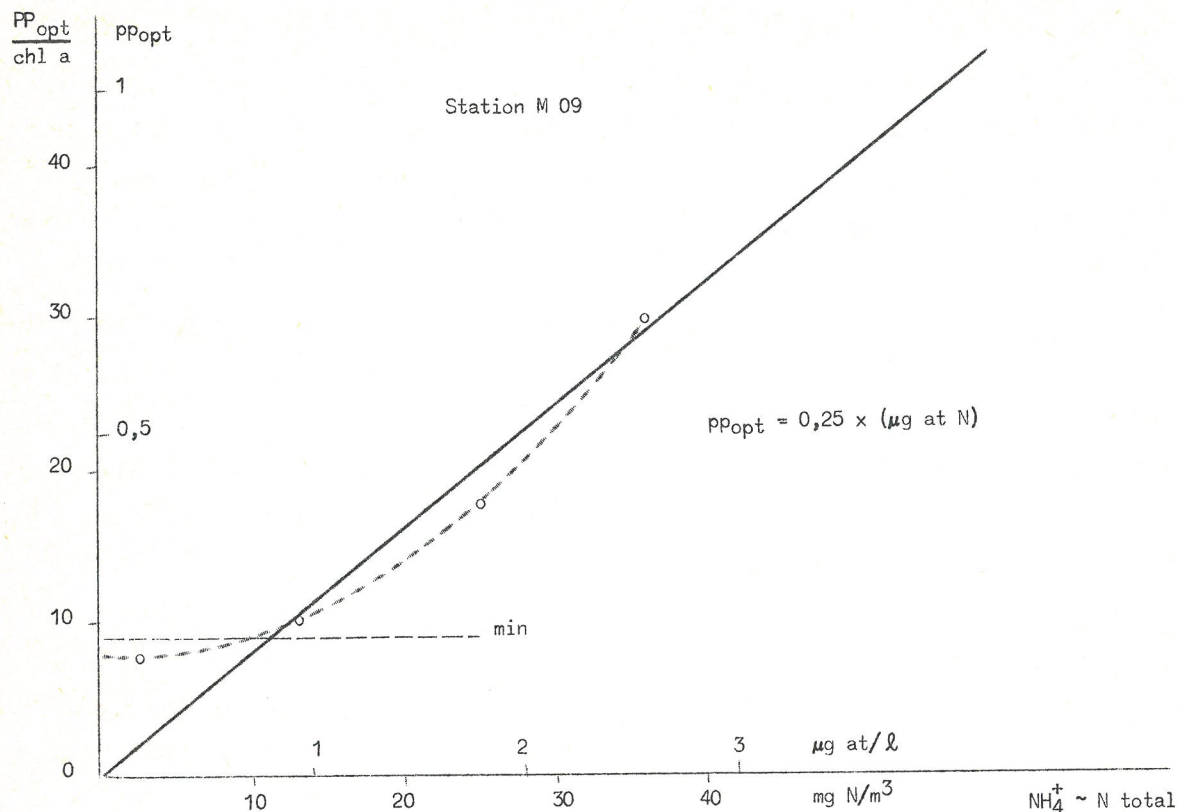


fig. 7.

2.- Modélisation du cycle de l'azote dans la baie sud de la mer du Nord

2.1.- Répartition géographique des écosystèmes de la baie sud de la mer du Nord - Définition des boîtes

Plutôt que de tenter de simuler l'évolution temporelle des variables d'état en tout point de l'espace considéré, on préfère étudier leurs valeurs moyennes sur certaines zones caractéristiques supposées homogènes.

Les expérimentateurs ont pu mettre en évidence l'existence de telles zones, en accord avec les résultats fournis par les modèles hydrodynamiques de circulation résiduelle [Nihoul et Ronday (1975)]. Ils ont pu distinguer (fig. 8) une zone au large, caractéristique d'eaux océaniques et comprise entre les fonctions de courant 100 et $200 \times 10^3 \text{ m}^3/\text{s}$, une zone côtière sud où l'existence d'un gyre

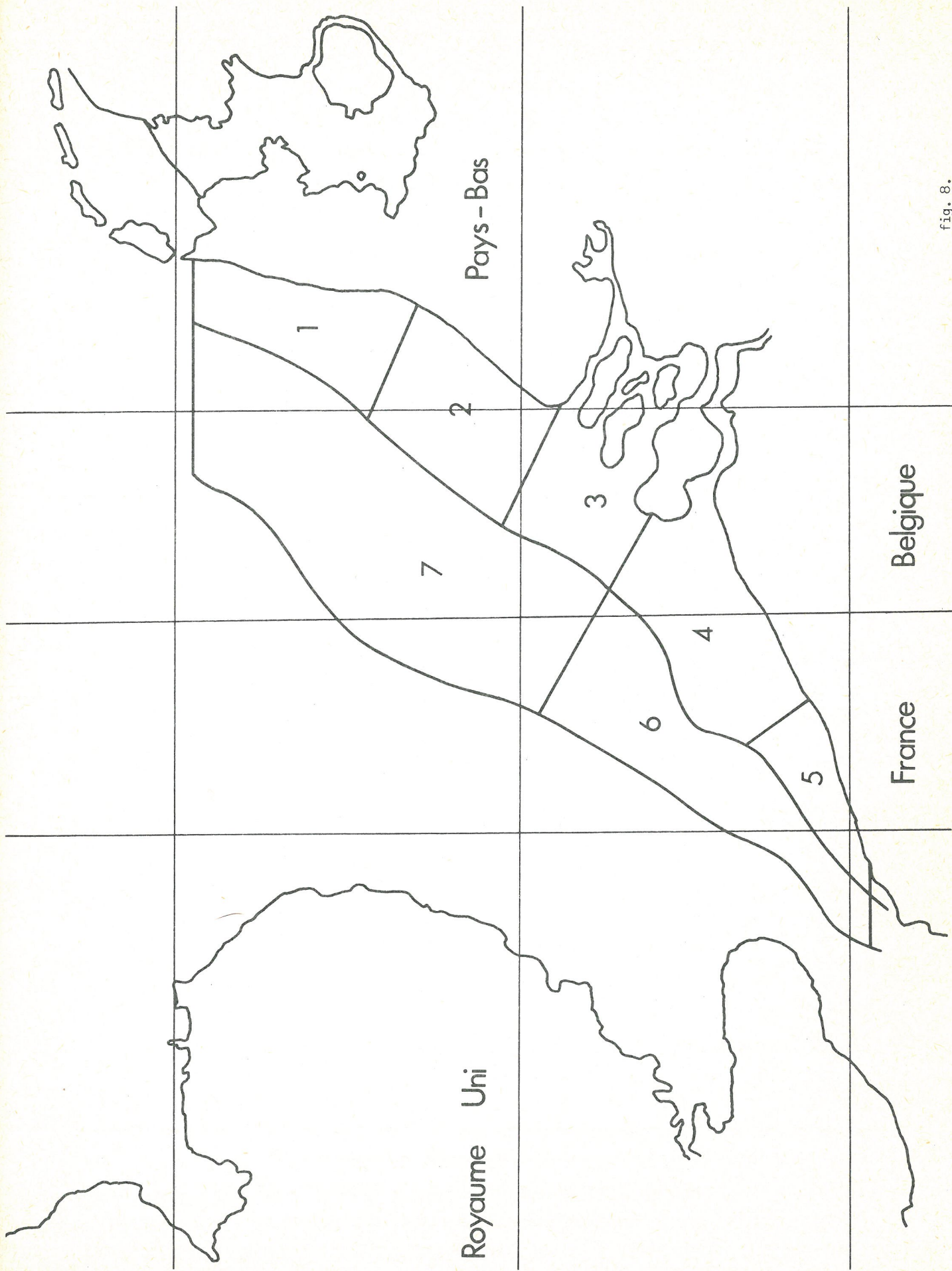


fig. 8.

augmente le temps de résidence des eaux de l'Escaut et une zone côtière nord fortement influencée par l'estuaire Rhin-Meuse.

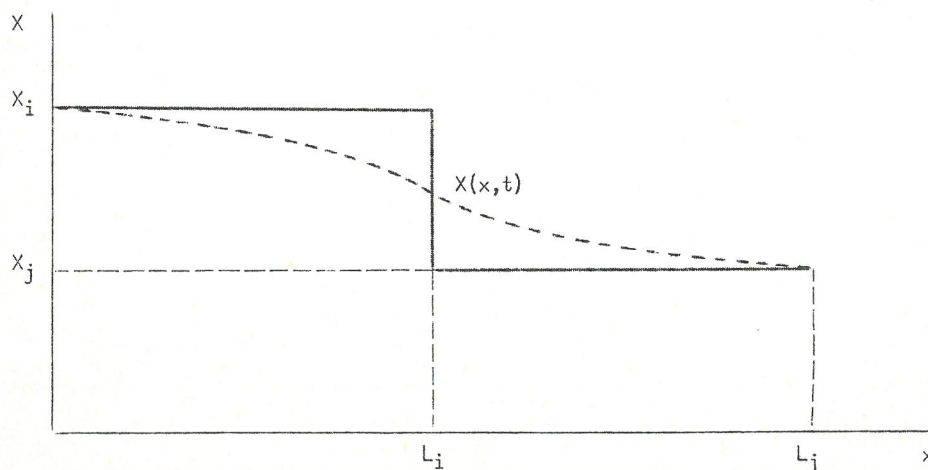
Pour la modélisation, ces zones écologiques ont été subdivisées en sept boîtes dans le but de mieux localiser l'effet du gyre, celui des estuaires, et de mettre en évidence un éventuel déphasage de boîte à boîte.

La variation temporelle d'une variable dans une boîte donnée est égale aux flux d'advection et de diffusion entre cette boîte et les boîtes adjacentes, plus une somme d'interactions biochimiques responsables de la production ou de la consommation de la variable à l'intérieur de la boîte considérée.

2.2.- Flux d'advection et de diffusion entre les boîtes

Si entre deux boîtes i et j de surface S_i et S_j et de profondeur H_i et H_j , existe un débit Q_{ij} de i vers j , le flux d'advection d'une variable X est égal à $\frac{Q_{ij} X_i}{H_i S_i}$ au déficit de la boîte i et $\frac{Q_{ij} X_i}{H_i S_j}$ au bénéfice de la boîte j où X_i et X_j sont les moyennes sur la profondeur.

Pour estimer le coefficient de mélange d'une grandeur entre deux boîtes par effet de diffusion, on peut utiliser une analogie unidimensionnelle



La solution de l'équation

$$\frac{\partial X}{\partial t} = K_x \frac{\partial^2 X}{\partial x^2}$$

ayant comme conditions initiales $X = X_i$ pour $0 < x < L_i$ et $X = X_j$ pour $x > L_i$ permet d'exprimer le taux de transfert m_{ij} de X de i vers j sous la forme :

$$(18) \quad m_{ij} = \frac{\int_{L_i}^{L_j} [X(x, t_0) - X_i] dx}{(X_i - X_j) L_i} \sim \frac{1}{L_i} \sqrt{\frac{K_x}{\pi}}$$

avec t_0 , l'unité de temps choisie par exemple 1 jour. Aussi, le flux de X diffusant de la boîte i vers la boîte j rapporté à l'unité de surface j peut s'écrire

$$(19) \quad D_{ij} = \frac{1}{S_j} m_{ij} \left(\frac{X_i}{H_i} - \frac{X_j}{H_j} \right) V_i = \frac{1}{L_i} \sqrt{\frac{K}{\pi}} \left(\frac{X_i}{H_i} - \frac{X_j}{H_j} \right) \frac{H_i L_i l_{ij}}{L_j l_{ij}} \\ = \frac{1}{L_i} (X_i - X_j \frac{H_i}{H_j}) \sqrt{\frac{K}{\pi}}$$

avec V_i le volume de la boîte i , L_i et L_j la longueur caractéristique des boîtes i et j dans le sens du flux de diffusion et l_{ij} la longueur de l'interface des boîtes i et j . Les flux d'advection et de diffusion se répartissent comme suit (fig. 9).

Les boîtes 1 à 5 d'une part et 6, 7 d'autre part sont parcourues par un débit d'eau égal respectivement à $40 \times 10^3 \text{ m}^3/\text{s}$ et $100 \times 10^3 \text{ m}^3/\text{s}$. Par définition, il n'y a pas de transport d'eau à travers une ligne de courant, donc pas de flux advectifs entre 1, 2, 3 et 7, ni entre 4, 5 et 6, ni entre 6, 7 et la partie ouest de la mer du Nord.

Le tableau 3 donne les surfaces et profondeurs des 7 boîtes, ainsi que les valeurs de l'expression $\frac{1}{L_j} \sqrt{\frac{K}{\pi}}$ relatives aux flux de diffusion pris en considération dans le modèle et où K est une moyenne des coefficients de *tidal stress* estimés par Nihoul et Runfola (1974).

Il existe une diffusion entre 1, 2, 3 et 7 et entre 4, 5 et 6. Celle-ci est négligeable par rapport à l'advection dans le sens du courant moyen. De plus, les faibles gradients observés au centre de la mer du Nord permettent de ne pas tenir compte du flux de diffusion entre les boîtes 6, 7 et la partie ouest de la mer du Nord.

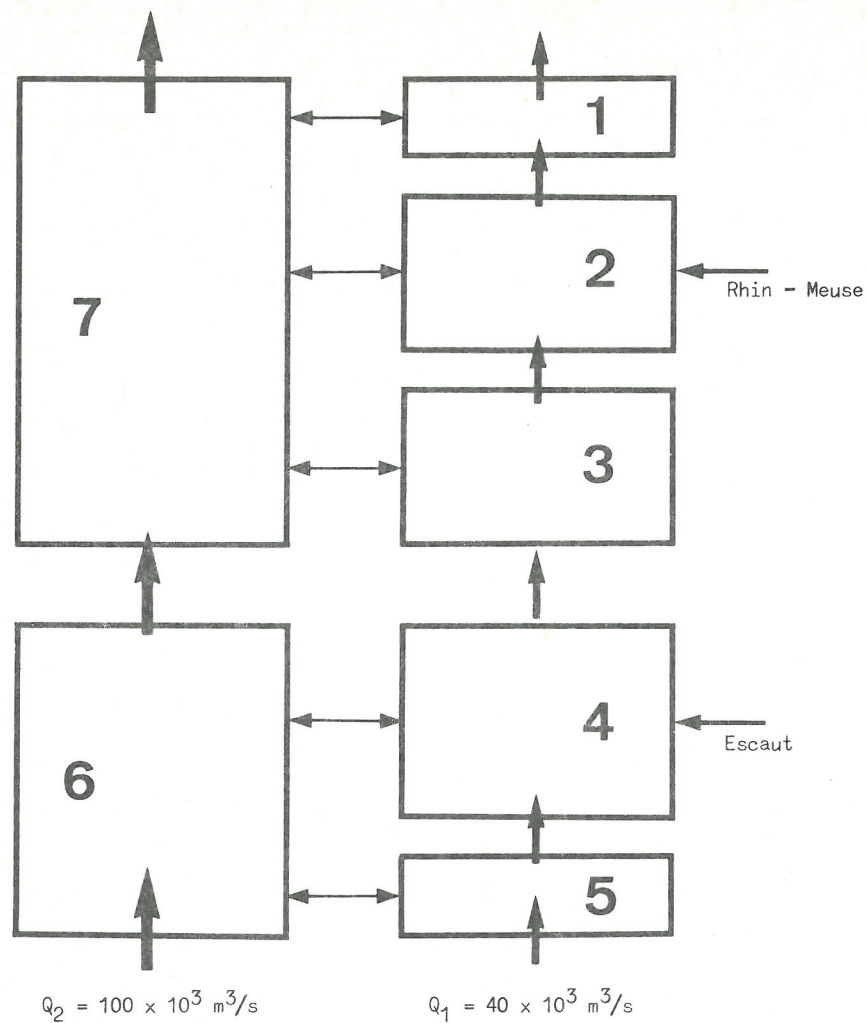


fig. 9.

Tableau 3

Boîte	Surface (km^2)	Profondeur moyenne (m)	Taux de diffusion	$\frac{1}{L_j} \sqrt{\frac{K}{\pi}}$ (jour) $^{-1}$
1	1119	15,8	1 vers 7	$5,8 \times 10^{-4}$
2	2028	16,5	2 vers 7	$7,6 \times 10^{-4}$
3	1958	16,6	3 vers 7	$5,3 \times 10^{-4}$
4	2727	15,1	4 vers 6	$2,9 \times 10^{-3}$
5	979	9,5	5 vers 6	$2,1 \times 10^{-3}$
6	2797	28		
7	6958	27,5		

2.3.- Circulation d'azote

Quand on établit le modèle mathématique d'un écosystème, il y a intérêt évident à exprimer toutes les variables dans la même unité.

La teneur en azote a été choisie comme unité de base pour deux raisons. D'abord, il a été clairement montré plus haut que l'azote est plus limitant que le phosphore et la silice dans l'interaction fondamentale de la photosynthèse.

De plus, l'azote est plus intéressant que le carbone, car il est lié à la teneur en protéines dont la distribution en acides aminés diffère peu d'une espèce phytoplanctonique à l'autre quand elles grandissent dans des conditions similaires et qu'ensuite, elles sont incorporées dans les tissus du zooplancton et des poissons. D'autre part, ces protéines, plus rapidement détruites que les lipides et les hydrates de carbone, constituent un meilleur indicateur du *turnover* de la matière organique.

Malheureusement, les données disponibles ne sont pas toutes exprimées en azote. Ce qui requiert plusieurs changements d'unités, opération délicate, puisque le rapport des éléments biogènes constitutifs des organismes vivants peut varier dans le temps et l'espace, suivant leur état physiologique.

Les flux annuels moyens d'azote entre différents compartiments ont été établis pour la zone côtière sud et la zone du large (voir chapitre XI, figures 2a,b de la première partie du présent volume). A ce propos, quelques remarques s'imposent :

D'abord, les valeurs moyennes des flux et des variables de la zone côtière sud et de la zone du large sont d'un même ordre de grandeur. L'écométabolisme de ces deux zones n'est donc pas radicalement différent. Toutefois, le flux d'azote dissous à partir des sédiments est presque deux fois plus grand dans la zone côtière qu'au large. Si l'on suppose que la concentration en azote dans les sédiments est stationnaire, il faut justifier, pour cette zone côtière, un flux de sédimentation plus important. Comme l'apport des matières organiques terrigènes réparties sur la surface de cette zone est relativement peu important ($1 \text{ g N/m}^2 \cdot \text{an}$), il faut admettre le fait d'une mortalité phytoplanctonique plus importante.

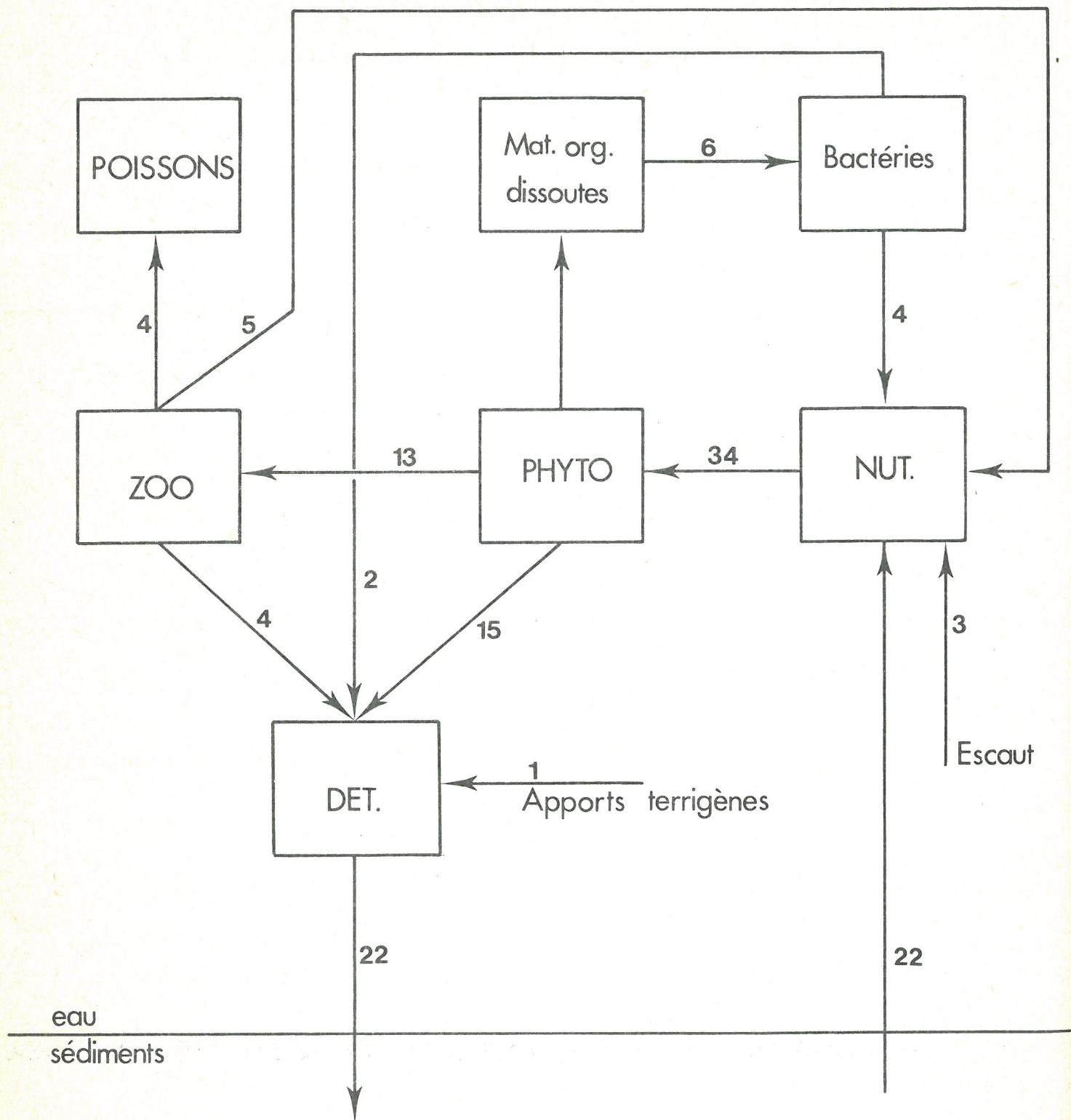


fig. 10a.
Flux en $\text{g N/m}^2 \cdot \text{an}$
Zone 1

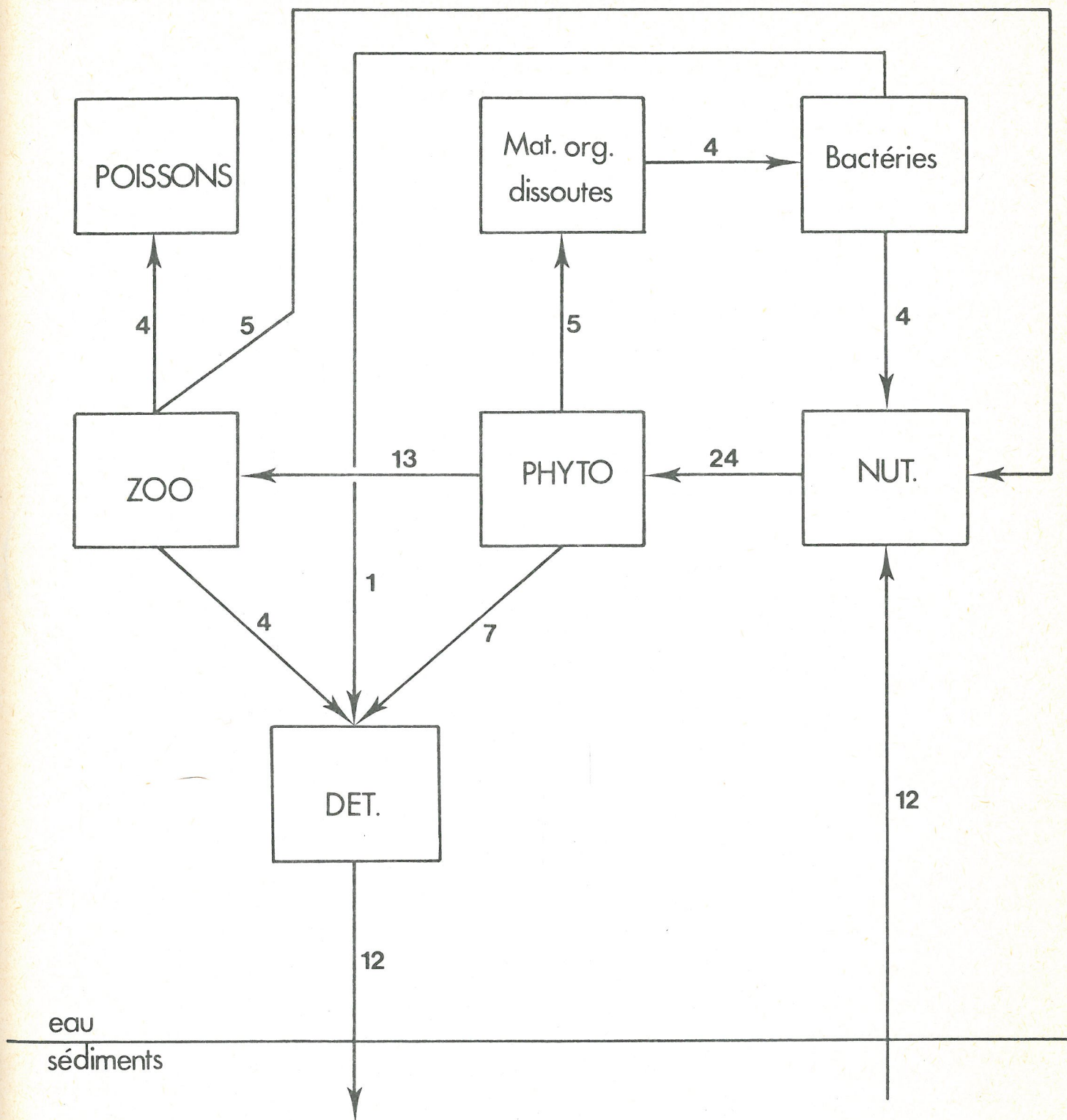


fig. 10b.
Flux en $\text{g N/m}^2 \cdot \text{an}$
Zone 2

Ensuite, on constate que le temps caractéristique des variables pélagiques est de l'ordre du jour et que celui des variables benthiques est de l'ordre de l'année. Les deux écosystèmes pélagique et benthique peuvent donc se découpler et leurs interactions réciproques peuvent s'exprimer par des termes de puits-sources.

Enfin, les matières organiques dissoutes posent un problème encore mal éclairci. A un stock de 4 g N/m^2 et à un flux d'entrée (ou de sortie) de $8 \text{ g N/m}^2 \cdot \text{an}$ correspond un *turnover* d'une demi-année alors que le temps usuel de dégradation de la matière organique dissoute est de quelques jours. Il est vraisemblable que le stock soit surestimé. Aussi, en attendant que les expérimentateurs aient précisé leurs mesures et leurs hypothèses, les modélisateurs doivent provisoirement considérer l'ensemble matière organique dissoute-bactéries marines comme une boîte noire.

Compte tenu de ces remarques, il est possible de proposer, comme hypothèse de travail, deux schémas *vraisemblables* de la circulation d'azote dans la zone côtière sud et au large (fig. 10a,b), où l'on suppose en outre que le broutage du zooplancton se fait exclusivement sur du phytoplancton vivant, que l'excrétion liquide du zooplancton est essentiellement constituée d'ammoniaque et que les matières organiques détritiques finissent par sédimenter sans être recyclées dans la colonne d'eau.

2.4.- Modèle mathématique du cycle de l'azote

Une fois ces flux annuels moyens fixés, il est possible de simuler la circulation de l'azote à travers les compartiments de la chaîne pélagique dans les sept boîtes décrites à la figure 8.

On admet que la circulation d'azote établie pour la zone côtière sud (fig. 10a) est caractéristique des boîtes 1 à 5 et que celle représentée par la figure 10b est valable pour les boîtes 6 et 7.

En outre, les boîtes se différencient entre elles par leur géométrie (profondeur), certains facteurs physiques (coefficients d'extinction de la lumière) et l'apport des estuaires (Rhin-Meuse pour la boîte 2; Escaut pour la boîte 4).

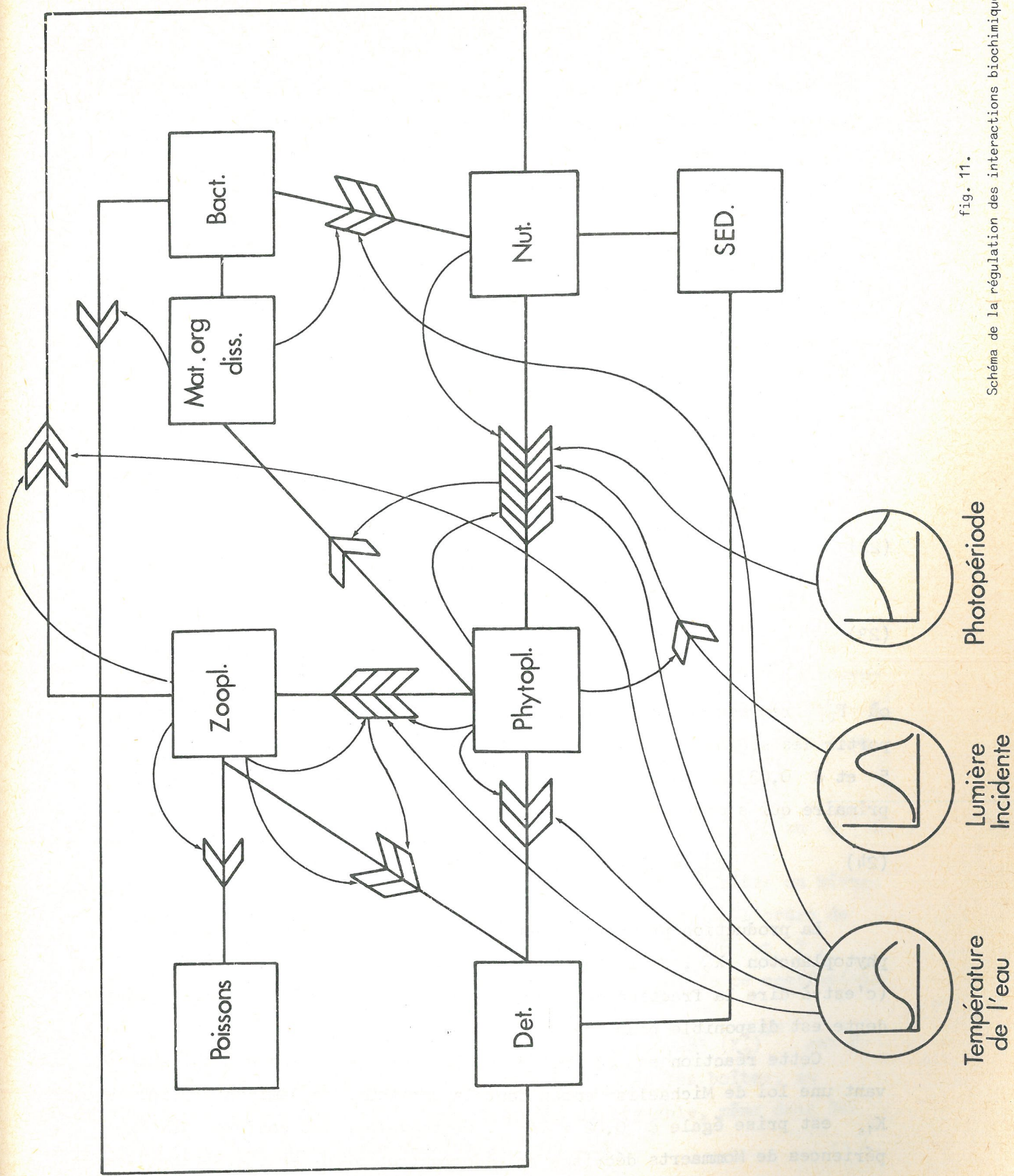


fig. 11.

Schéma de la régulation des interactions biochimiques

Les variables d'état choisies sont les nutriments dissous (nitrates et ammoniac) X_1 , le phytoplancton X_2 , le zooplancton X_3 et les matières organiques dissoutes X_4 , toutes exprimées en $g\ N/m^2$. Elles sont liées par des interactions dont les commandes sont schématisées (fig. 11).

Les équations d'évolution relatives à la boîte i sont les suivantes :

$$(20) \quad \begin{aligned} \dot{X}_1^i &= F_{01}^i + F_{31}^i + F_{41}^i - F_{12}^i \\ &+ \text{les termes d'advection et de diffusion} \\ &+ \text{éventuellement l'impact d'un estuaire ;} \end{aligned}$$

$$(21) \quad \begin{aligned} \dot{X}_2^i &= F_{12}^i - F_{24}^i - F_{23}^i - F_{20}^i \\ &+ \text{les termes d'advection et de diffusion ;} \end{aligned}$$

$$(22) \quad \begin{aligned} \dot{X}_3^i &= F_{23}^i - F_{31}^i - F_{30A}^i - F_{30B}^i \\ &+ \text{les termes d'advection et de diffusion} \end{aligned}$$

$$(23) \quad \begin{aligned} \dot{X}_4^i &= F_{24}^i - F_{41}^i - F_{40}^i \\ &+ \text{les termes d'advection et de diffusion} \end{aligned}$$

où F_{01}^i représente le flux supposé constant de nutriments dissous à partir des sédiments. F_{01}^i est égal à $0,06\ g\ N/m^2.jour$ pour $i = 1$ à 5 et à $0,033\ g\ N/m^2.jour$ pour $i = 6$ et 7 , F_{12}^i est la production primaire qui s'exprime par

$$(24) \quad F_{12}^i = C_1^i f(t) T(t) X_2^i \left(\frac{X_1^i}{K_{1s} H^i + X_1^i} \right) \mathcal{L}^i$$

La production primaire dépend linéairement de la biomasse du phytoplancton X_2^i , de la température $T(t)$ et de la photopériode (c'est-à-dire la fraction de la journée pendant laquelle la lumière incidente est disponible pour la photosynthèse) $f(t)$.

Cette réaction est contrôlée par les nutriments dissous X_1^i suivant une loi de Michaelis-Menten dont la constante de demi-saturation K_{1s} est prise égale à $0,02\ g\ N/m^3$. Cette valeur est conforme aux expériences de Mommaerts décrites précédemment et bien caractéristique des

écosystèmes côtiers tempérés. Comme l'unité des variables d'état est en $g\ N/m^2$, cette constante K_{1s} doit être multipliée par la profondeur H^i .

L'effet de la lumière I est exprimé par la relation de Steele intégrée sur la profondeur :

$$(25) \quad \mathcal{L}^i = \frac{1}{H^i} \int_0^{H^i} \frac{I(z)}{I_{opt}} \exp\left[1 - \frac{I(z)}{I_{opt}}\right] dz$$

où I_{opt} est la quantité de radiation incidente conduisant à un maximum de photosynthèse. Mommaerts (1974) estime qu'elle est de l'ordre de $10^5\ J/m^2.heure$.

Comme le profil vertical de la lumière suit la loi

$$(26) \quad \frac{dI}{dz} = -K_e^i I,$$

(25) devient

$$(27) \quad \mathcal{L}^i = \frac{e}{K_e^i H^i} \left\{ \exp\left[-\frac{I_{av}(t)}{I_{opt}}\right] e^{-K_e^i H^i} - \exp\left[-\frac{I_{av}(t)}{I_{opt}}\right] \right\}$$

où $I_{av}(t)$ est la radiation disponible, en surface, pour la photosynthèse et K_e^i le coefficient d'extinction de la lumière dans l'eau. K_e^i est exprimé par la relation de Riley qui tient compte de l'inhibition due à l'ombrage du phytoplancton X_2^i .

$$(28) \quad K_e^i = K_e^{i'} + 0,1 X_2^i = 0,283 (X_2^i)^{2/3} \quad \text{en } m^{-1}.$$

Des mesures de l'extinction de la lumière d'eau faites en hiver lorsque $X_2^i \sim 0$ permettent de chiffrer $K_e^{i'}$. Il est de l'ordre de $0,3\ m^{-1}$ pour $i = 1, \dots, 5$ et de $0,12\ m^{-1}$ pour $i = 6$ et 7 .

Il faut encore ajouter deux remarques à propos de ce coefficient d'extinction.

D'abord le terme de *self shading* $0,1 X_2^i + 0,283 (X_2^i)^{2/3}$ est à peu près égal, en période de *bloom* et pour toutes les boîtes, au double de $K_e^{i'}$. Cet effet n'est donc pas négligeable, même dans des eaux très turbides, comme la zone côtière sud.

Ensuite, comme les zones peu profondes sont souvent plus turbides, le produit $K_e^i H^i$ est pratiquement égal pour toutes les boîtes. Comme la lumière joue un rôle essentiel dans la commande de la production primaire et que celle-ci est la réaction fondamentale de la circulation d'azote dans la chaîne pélagique, c'est peut-être par la constance du produit $K_e^i H^i$ que cette production intégrée sur la profondeur est du même ordre de grandeur pour toutes les boîtes et que, partant, leurs écométabolismes ne sont pas radicalement différents.

Des données météorologiques et océanographiques permettent d'exprimer $f(t)$, $T(t)$ et $I_{av}(t)$, supposé en première approximation identiques pour toutes les boîtes, par

$$(29) \quad f(t) = 0,5 (1 - 0,33 \cos \omega t) \quad \text{sans unité,}$$

$$(30) \quad T(t) = 13 [1 - 0,38 \cos \omega(t - 60)] \quad \text{en } ^\circ\text{C,}$$

$$(31) \quad I_{av}(t) = 240 (1 - 0,78 \cos \omega t) \quad \text{en kcal/m}^2 \cdot \text{jour.}$$

avec t en jour et $\omega = \frac{2\pi}{365}$. F_{24}^i représente la production de matières organiques dissoutes par le phytoplancton. Mommaerts estime qu'elle vaut approximativement 20 % de la production primaire brute. D'où

$$(32) \quad F_{24}^i = 0,2 F_{12}^i$$

F_{23}^i est le terme de broutage du phytoplancton par le zooplancton. Il dépend linéairement de la température et de la biomasse du zooplancton. Il est contrôlé par le phytoplancton suivant la loi de Michaelis-Menten :

$$(33) \quad F_{23}^i = \frac{C_2^i T(t) X_2^i X_3^i}{K_{2s} H^i + X_2^i}.$$

La mesure de K_{2s} a fait l'objet de nombreuses expériences et on peut trouver dans la littérature des valeurs de K_{2s} allant de 0,55 à 0,008 g N/m³. Toutefois, si on fait la moyenne de ces valeurs proposées pour des écosystèmes comparables à la mer du Nord [*e.g.* Kremer et Nixon (1973)], on obtient un K_{2s} égal à 0,04 g N/m³.

F_{30A} représente les *faecal pellets*, c'est-à-dire l'excrétion solide du zooplancton. Il est proportionnel à la biomasse du zooplancton et à son *grazing*. Cette commande directe de l'excrétion solide du

zooplancton par le flux de broutage a été suggérée par Cushing (1969), Parsons *et al.* (1967) et appliquée dans la simulation d'écosystèmes par O'Brien et Wroblewski (1973),

$$(34) \quad F_{30A}^i = C_3^i F_{23}^i X_3^i .$$

F_{20}^i , F_{30B}^i , F_{31}^i , F_{41}^i et F_{40}^i représentent respectivement la mortalité naturelle du phytoplancton, la consommation du zooplancton par les poissons, l'excrétion soluble du zooplancton, la reminéralisation de la matière organique dissoute et la mortalité des bactéries marines. Elles sont exprimées par

$$(35) \quad F_{20}^i = C_4^i X_2^i$$

$$(36) \quad F_{30B}^i = C_5^i X_3^i$$

$$(37) \quad F_{31}^i = C_6^i T(t) X_3^i$$

$$(38) \quad F_{41}^i = C_7^i T(t) X_4^i$$

$$(39) \quad F_{40}^i = C_8^i X_4^i .$$

Les paramètres C_1^i , ..., C_8^i qui apparaissent dans les équations (24) et (33) ... (39) sont estimées par optimisation [Pichot et Runfola (1974)] de telle façon qu'après intégration des équations d'évolution, on retrouve les valeurs moyennes des flux proposées en figure 10a pour $i = 1, \dots, 5$ et en figure 10b pour $i = 6, 7$. Les valeurs de ces paramètres sont données au tableau 4.

Ajoutons encore que le Rhin et la Meuse fournissent 315×10^3 t N/an à la boîte 2, ce qui correspond à un flux moyen de $0,42$ g N/m².jour. D'autre part, l'Escaut fournit $8,5 \times 10^3$ t N/an à la boîte 4, c'est-à-dire un flux moyen de $0,009$ g N/m².jour. Ces deux apports varient sinusoïdalement au cours de l'année.

Tableau 4
Paramètres biologiques

Notation	Description	Valeurs estimées pour		Unité
		i=1,...,5	i=6,7	
C_1^i	Taux de croissance maximum du phytoplancton	0,17	0,15	(jour.°C) ⁻¹
C_2^i	Taux de croissance maximum du zooplancton	0,07	0,12	(jour.°C) ⁻¹
C_3^i	Taux d'excrétion solide du zooplancton	3	3	(g N/m ²) ⁻¹
C_4^i	Taux de mortalité naturelle du phytoplancton	0,13	0,06	(jour) ⁻¹
C_5^i	Taux de prédation des poissons sur le zooplancton	0,13	0,13	(jour) ⁻¹
C_6^i	Taux d'excrétion soluble du zooplancton	0,016	0,016	(jour.°C) ⁻¹
C_7^i	Taux de minéralisation de la matière organique dissoute	0,021	0,021	(jour.°C) ⁻¹
C_8^i	Taux de mortalité des bactéries	0,38	0,38	(jour) ⁻¹

2.5.- Discussion des résultats

Les résultats de la simulation sont donnés aux figures 12a,b,c pour les nutriments dissous X_1^i , aux figures 13a,b,c pour la biomasse du phytoplancton X_2^i et aux figures 14a,b,c pour celle du zooplancton.

Sur certaines figures, ont été reportées les mesures, prises principalement en 1974, lorsqu'elles étaient disponibles en nombre suffisant. On peut constater qu'il y a un bon accord entre la simulation et les ordres de grandeur et l'évolution moyenne des données expérimentales.

2.5.1.- Les nutriments dissous X_1^i

Pour la zone océanique, on remarque que l'évolution de la concentration en azote dissous est identique pour les boîtes 6 et 7. La diffusion des boîtes 1 et 2, pourtant fortement chargées en nutriments, n'influencent pas significativement la boîte 7.

Pour la zone côtière, on voit que la teneur en azote (et donc le risque d'eutrophisation, ...) double de la boîte 5 à la boîte 1. La

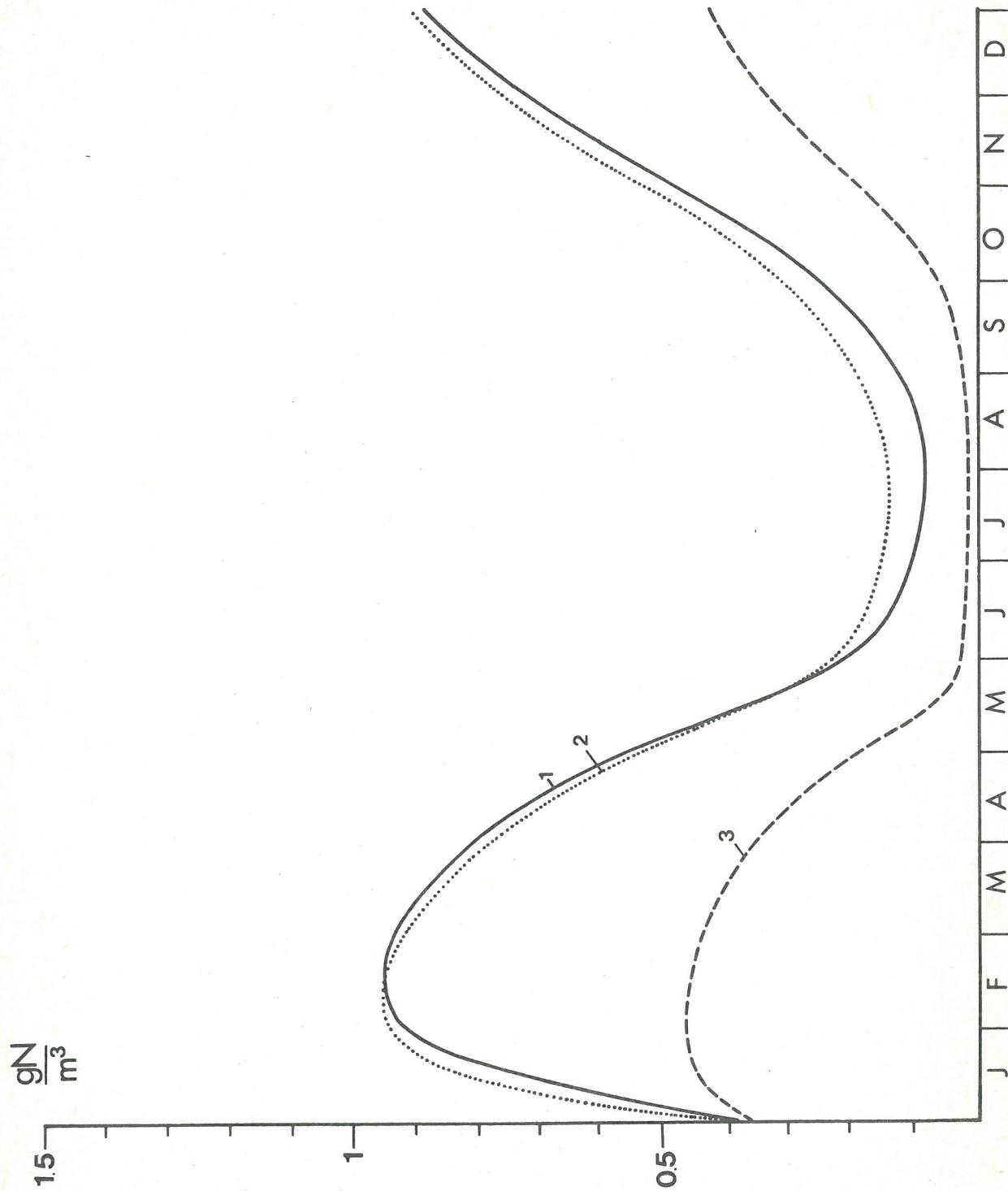


fig. 12a.

Azote dissous

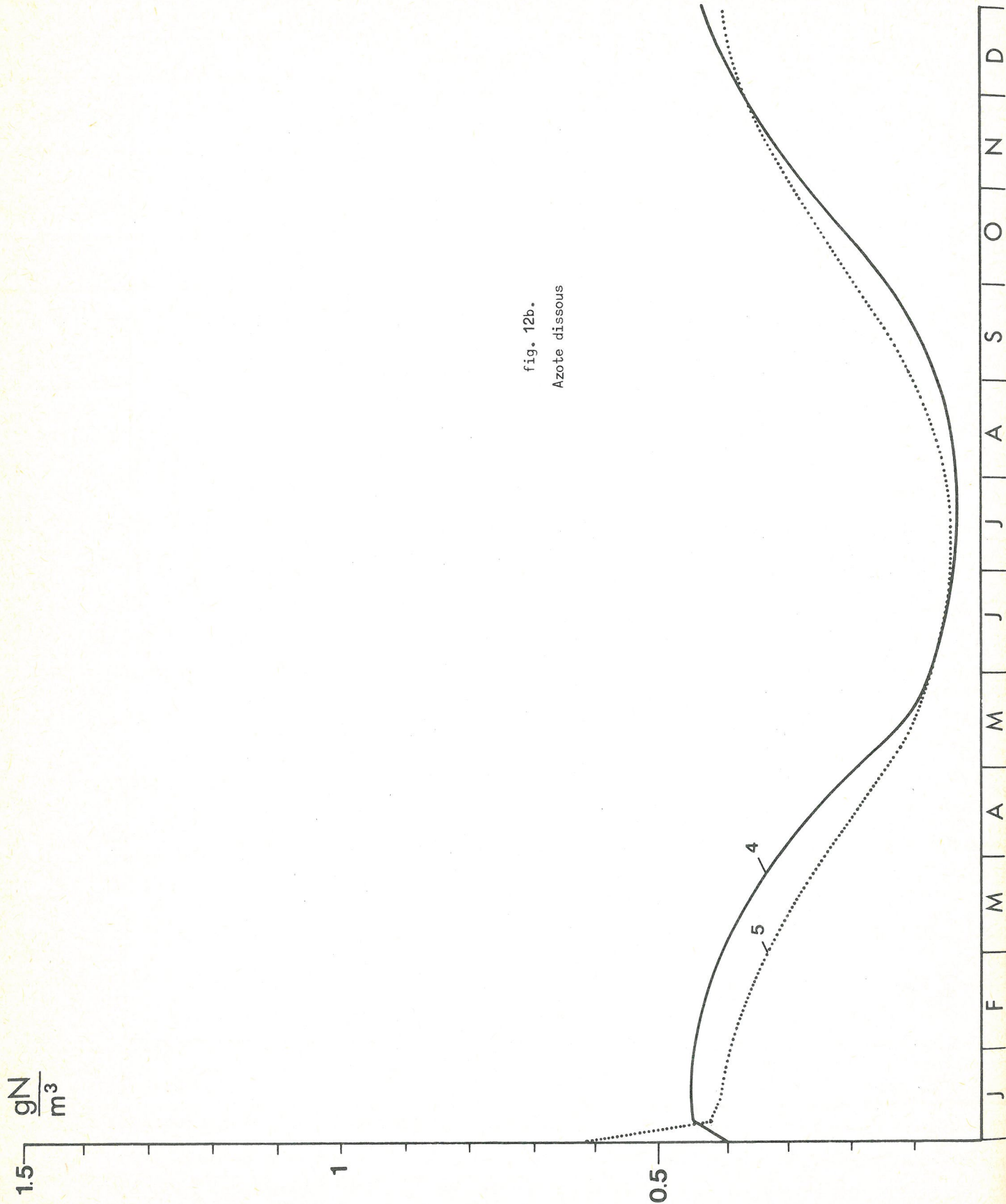
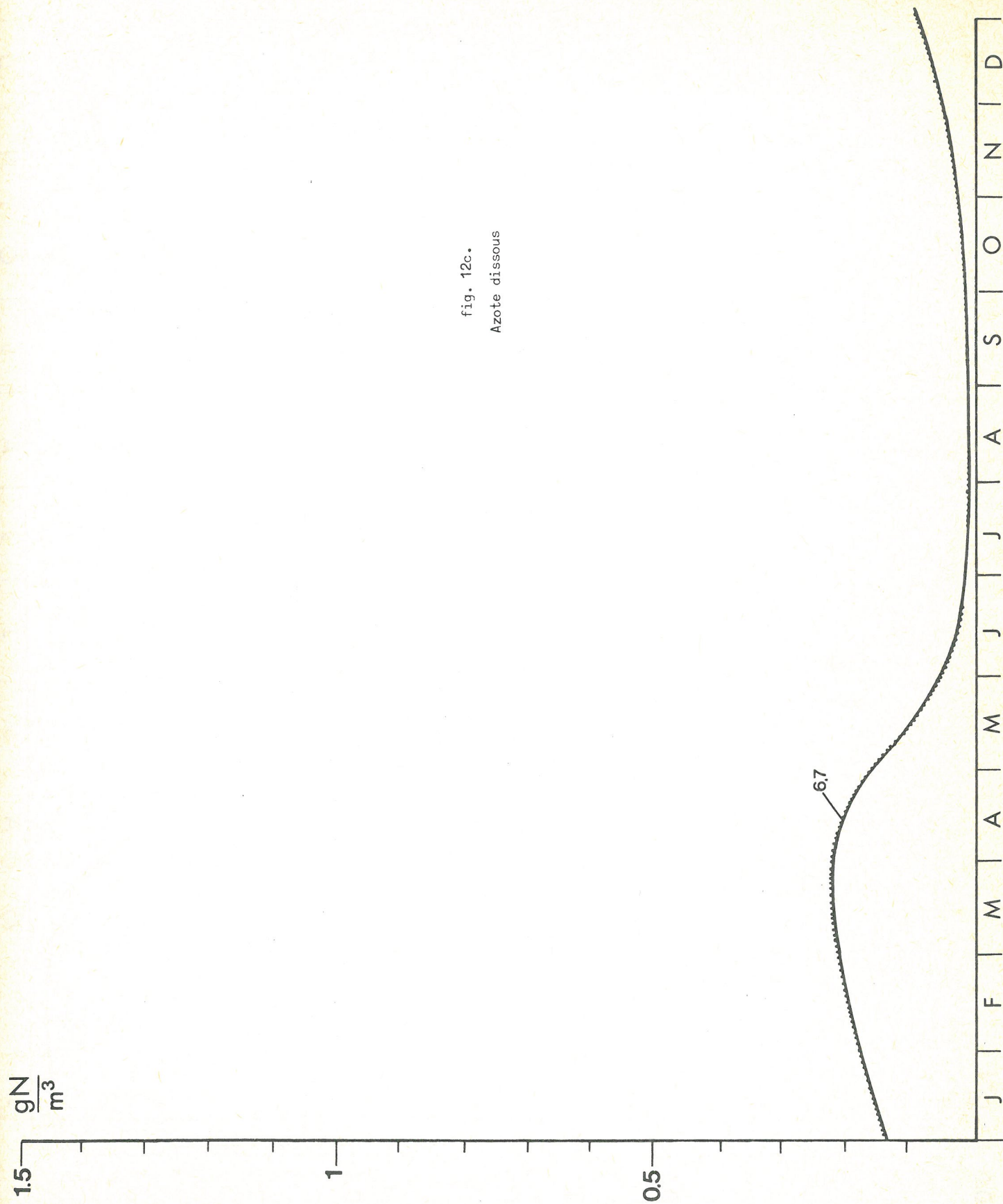


fig. 12b.
Azote dissous



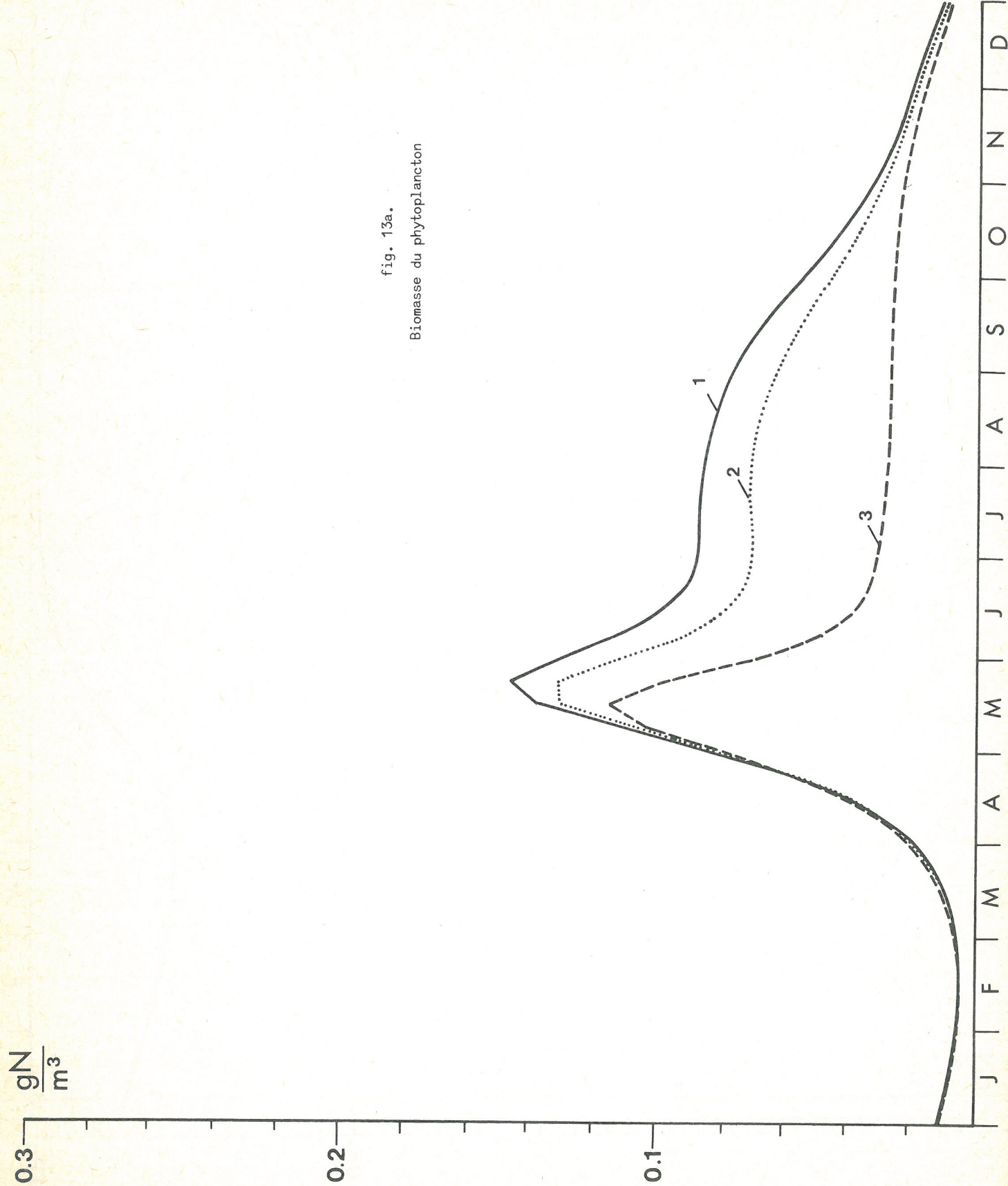


fig. 13a.
Biomasse du phytoplancton

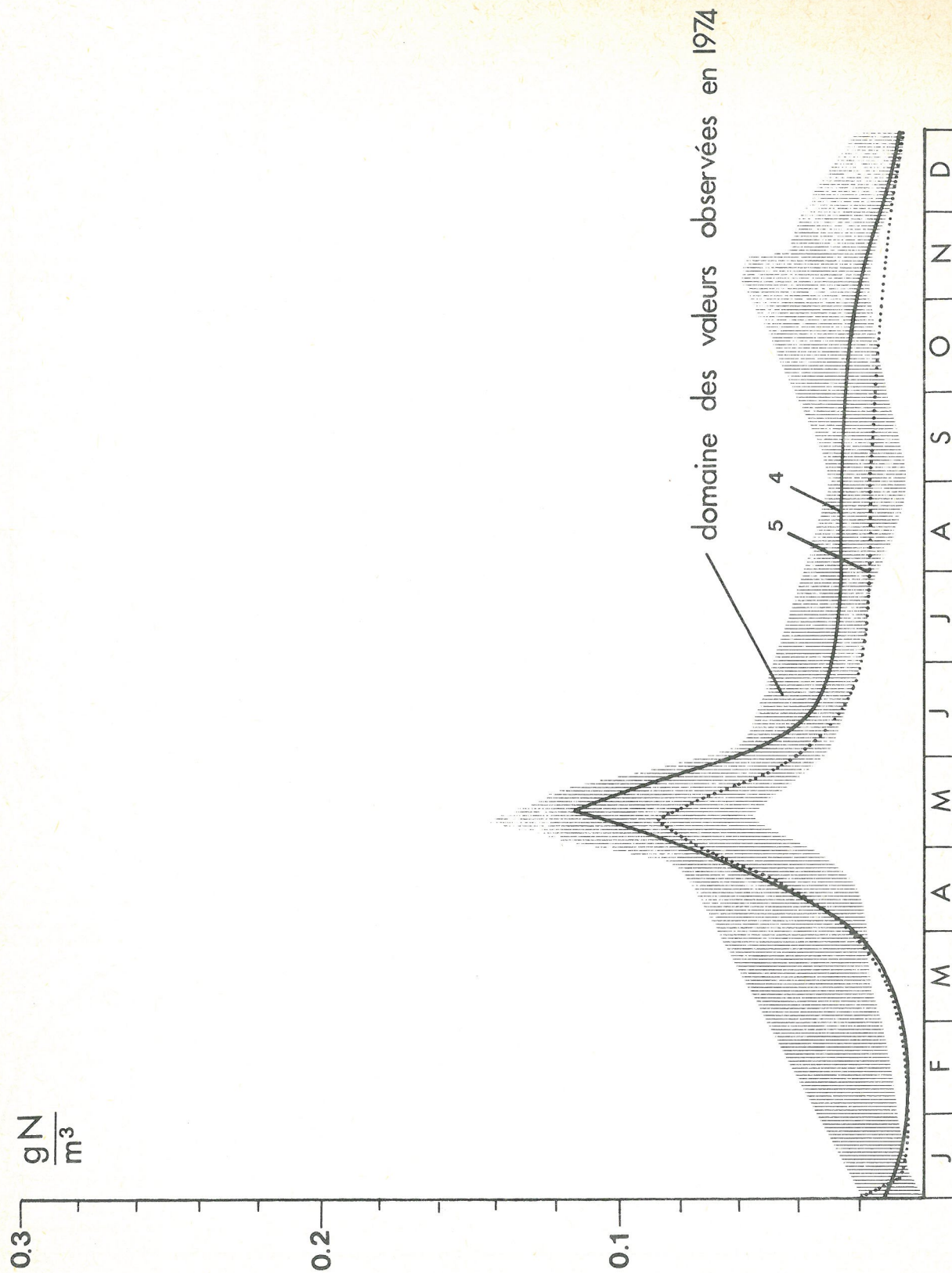


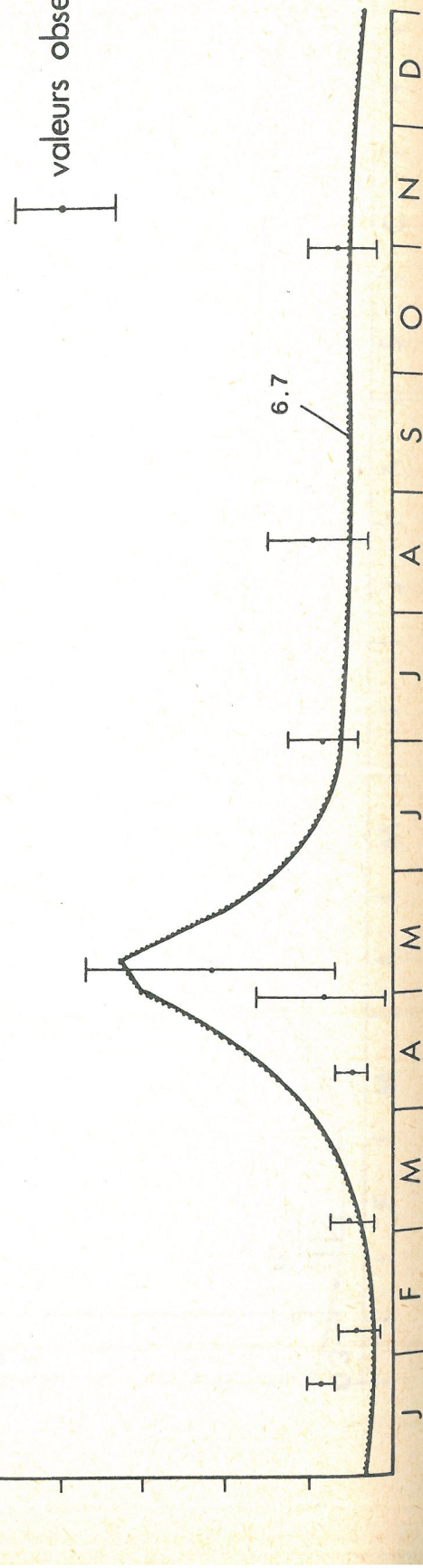
fig. 13b.
Biomasse du phytoplancton

0.3
 $\frac{gN}{m^3}$

0.2

0.1

fig. 13c.
Biomasse du phytoplancton



0.03
 $\frac{\text{gN}}{\text{m}^3}$

0.02

0.01

fig. 14a.
Biomasse du zooplancton

1
2
3

J

F

M

A

M

J

J

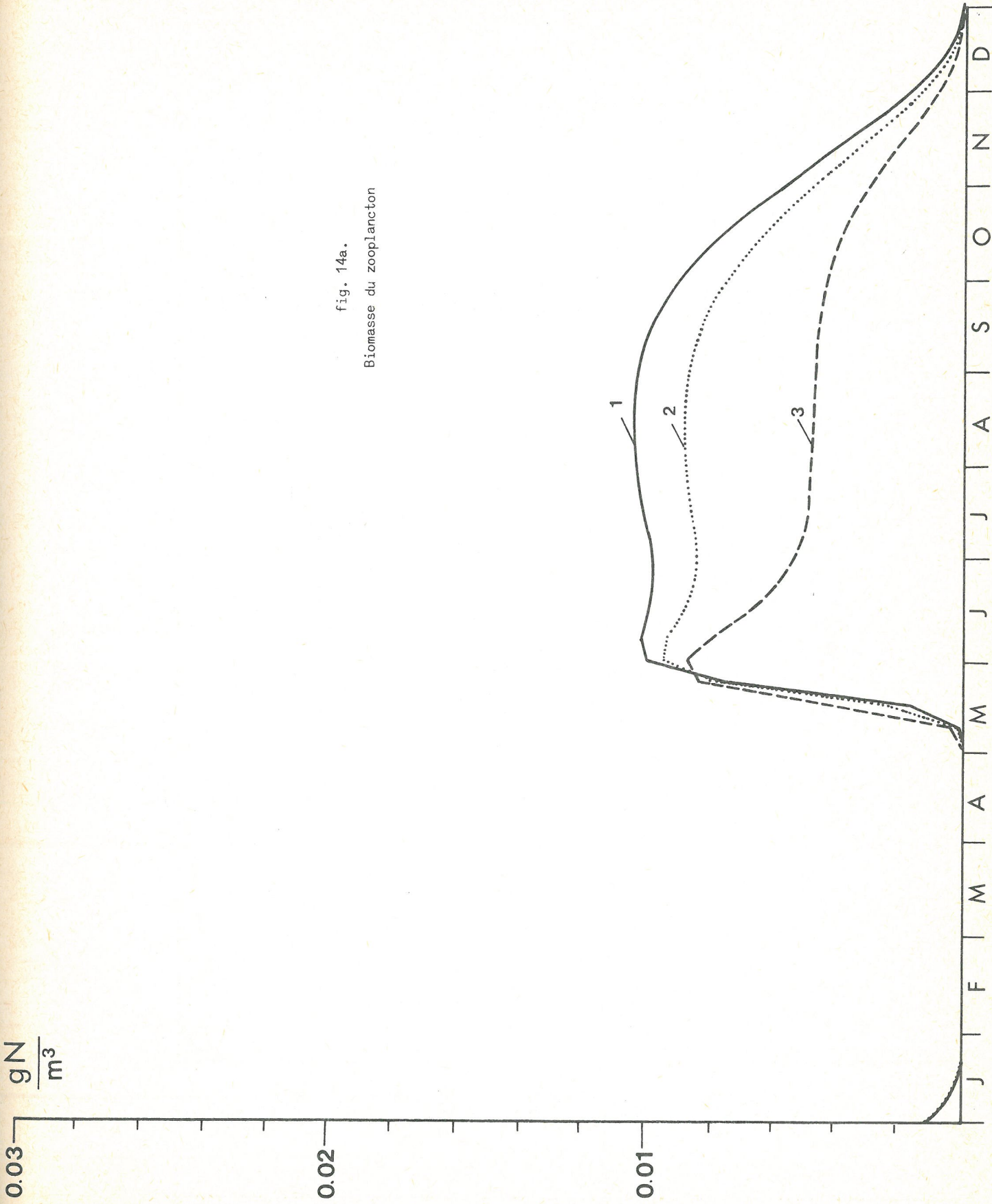
A

S

O

N

D



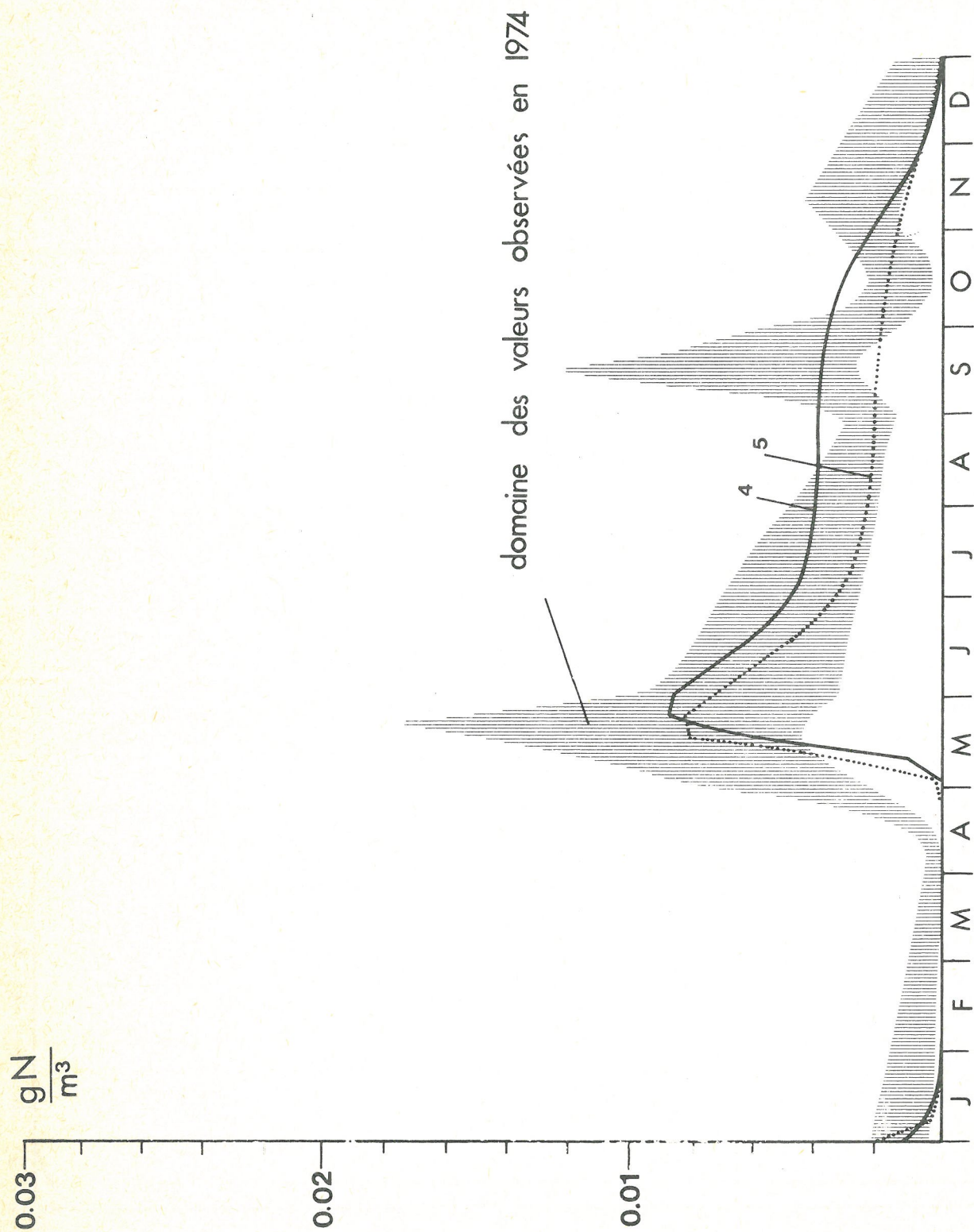


fig. 14b.

Biomasse du zooplancton

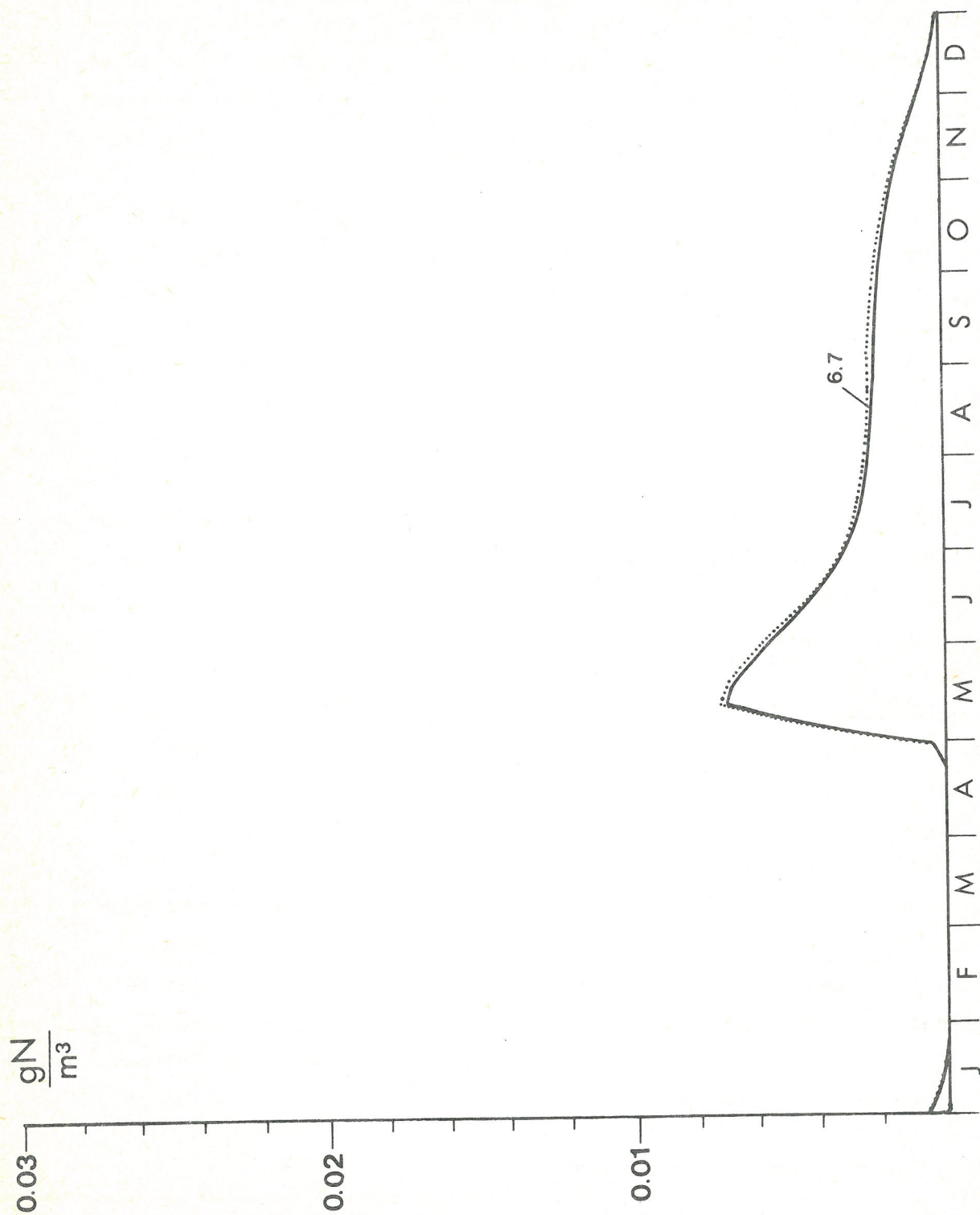


fig. 14c.

Biomasse du zooplancton

concentration en azote dans 4 qui cerne le gyre et reçoit les apports de l'Escaut n'est pas très différente de celle de 5, tandis que celle de la boîte 2 où se déversent les eaux du Rhin et de la Meuse semble essentiellement commandée par l'évolution saisonnière de la décharge de ces deux fleuves.

A ce propos, il faut bien comprendre que la mise en évidence de l'impact d'un estuaire dépend de la dimension de la boîte considérée. Ainsi, si l'on compare l'apport d'un estuaire au flux fourni par les sédiments, on a

$$F_{01}^4 = 0,16 F \quad (\text{Escaut}) ,$$

et $F_{01}^2 = 7 F \quad (\text{Rhin-Meuse}) .$

Autrement dit, une boîte pour laquelle le flux moyen de l'Escaut serait comparable à celui des sédiments, devrait avoir une superficie de $0,16 S_4 = 410 \text{ km}^2$.

2.5.2.- La biomasse du phytoplancton X_2^i

Pour les boîtes 6 et 7 du large, le phytoplancton présente un seul pic au printemps, puis garde des valeurs très basses pendant le reste de l'année. Ceci indique que le phytoplancton est consommé au fur et à mesure de sa production et contribue donc peu au stock de matières détritiques.

Pour les boîtes côtières, le pic printanier est suivi par un plateau -- d'autant plus élevé que le milieu est riche en azote -- pendant lequel la biomasse non consommée va mourir et constituer un apport de matières organiques pour les sédiments. On peut observer en outre un décalage de quelques jours entre les maximums de biomasses des boîtes 5 à 1, dû aux phénomènes d'advection.

2.5.3.- La biomasse du zooplancton

Comme la constante de demi-saturation du broutage zooplanctonique a été choisie égale à $0,04 \text{ g N/m}^3$, on comprend que le phytoplancton joue un rôle direct dans la commande du zooplancton.

Cet effet est particulièrement net pour les boîtes 6 et 7 où la biomasse phytoplanctonique est faible et s'estompe progressivement de la boîte 5 à la boîte 1 où le zooplancton garde des valeurs élevées d'avril à septembre conformément à la figure 6 du chapitre IV dans la première partie de ce volume.

Conclusions

- 1.- Le modèle mathématique proposé ici simule de façon satisfaisante la circulation d'azote à travers la chaîne pélagique de la baie sud de la mer du Nord, compte tenu des hypothèses choisies, de la simplicité relative du système d'équations et de la variabilité des données disponibles.
- 2.- La zone du large semble assez homogène et peut raisonnablement être étudiée par des modèles boîtes. Par contre, comme les apports côtiers (par exemple, l'estuaire de l'Escaut) ont des effets locaux, leur étude approfondie nécessite une subdivision de la zone côtière en boîtes plus petites et peut-être le développement d'un modèle spatial continu.
- 3.- Pour perfectionner ces modèles, un effort expérimental doit être maintenu pour suivre dans le temps l'évolution des variables d'état et des translocations. Une attention toute spéciale devrait être accordée à la détermination de la valeur des principaux paramètres d'interactions écologiques (constante de demi-saturation, etc.).

Références

- BELYAEV, V.I., LENIN, A.I. and PETIPA, T.S., (1975). Mathematical model of a pelagic ecosystem, *Marine Biology*, 31, 1-6.
- CHEN, C.W., (1970). Concepts and utilities of ecological model, *J. San. Eng. Div.*, 1085-1097.
- CUSHING, D.H., (1969). Models of the production cycle in the sea, *Morning Review Lectures of the Second International Oceanographic Congress*, Paris, UNESCO, 103-115.

- EPPLEY, R.W., ROGERS, J.N. and MCCARTHY, J.J., (1969). Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton, *Limn. & Oceanogr.*, 14, 912-920.
- JASSBY, A.D. and PLATT, T., (1975). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton, submitted for publication.
- KELLY, R.A., (1973). Conceptual ecological model of Delaware estuary, in *Systems Analysis and Simulation in Ecology*, 3rd vol., B.C. Patten ed., Academic Press (to be published).
- KREMER, J.N. and NIXON, S.W., (1973). An ecological simulation model of Narragansett Bay. The plankton community, in *Recent Advances in Estuarine Research*, J. Cronin ed., Academic Press.
- LASSEN, H. and NIELSEN, P.B., (1972). *Simple mathematical model of the primary production*, I.C.E.S., CM 1972/L:6.
- MOMMAERTS, J.P., (1975). Four years of primary production measurements. A partial synthesis, Tech. Rep. Biol. 75/Synth.01, Programme National sur l'Environnement Physique et Biologique, Projet Mer, Department for Science Policy (Belgium).
- NIHOUL, J.C.J., (1975). *Modelling of Marine Systems*, Elsevier Publ., Amsterdam.
- NIHOUL, J.C.J. and RONDAY, F.C., (1975). The influence of the tidal stress on the residual circulation, *Tellus*, 27, 5.
- NIHOUL, J.C.J. and RUNFOLA, Y., (1975). Coefficients of shear effect dispersion in the Southern Bight, Rapport N, Programme National sur l'Environnement Physique et Biologique, Projet Mer, Department for Science Policy (Belgium).
- O'BRIEN, J.J. and WROBLEWSKI, J.S., (1973). A simulation of the mesoscale distribution of the lower marine trophic levels off West Florida, *Invest. Pesqueras*, 37, 193-244.
- PARSONS, T.R., LE BRASSEUR, R.J. and FULTON, J.D., (1967). Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms, *J. Oceanogr. Soc. Jap.*, 23, 1, 10-17.
- PICHOT, G. and RUNFOLA, Y., (1974). Building of simulation models of ecosystems : non linear interaction parameters estimation, in *Math. Modelsea*, (1974). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for the Exploration of the Sea, C:1.
- STEELE, J.H., (1974). *The structure of marine ecosystems*, Blackwell Sci. Publ., Oxford, 128 pp.

- VAN BENNEKOM, A.J., GIESKES, W.W.C. and TIJSSSEN, J.B., (1975). Eutrophication of Dutch coastal water, *Proc. R. Soc. London B.*, 189, 359-374.
- VINOGRADOV, M.E., MENSHTUTKIN, V.V. and SHUSHKINA, E.A., (1972). On mathematical simulation of a pelagic ecosystem in tropical waters of the ocean, *Marine Biology*, 16, 261-268.
- VOLLENWEIDER, R.A., (1965). Calculation models of photosynthesis depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements, *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 suppl., 425-457.
- WALSH, J.J., (1975). A spatial simulation model of the Pe upwelling ecosystem, *Deep Sea Res.*, 22.

Achevé d'imprimer le 10 mai 1977
sur le duplicateur et la presse offset
d'é.t.a.b.é.t.y.p.
72, quai de Longdoz - 4020 LIEGE
Tél.: 041/42.59.21